Pr 260 C1

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ZOOLOGIE
TOME 138
1987

Christian ERARD

Ecologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon

Volume 1 : Morphologie des espèces et organisation du peuplement

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Directeur de la publication (Editor) : Philippe BOUCHET
Secrétariat : Bernadette CHARLES
Rédaction : 57, rue Cuvier
75005 Paris

Les Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publient des travaux originaux majeurs (100 pages et plus) dans les domaines suivants : Zoologie (série A), Botanique (série B), Sciences de la Terre (série C). Les auteurs sont invités, pour toutes les questions éditoriales, à prendre contact avec le directeur de la publication.

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publishes major original contributions (100 pages and over) in three different series : Zoology (série A), Botany (série B), Earth Sciences (série C). Prospective authors should contact the Editor. Manuscripts in French and English will be considered.

Service de vente (Sales Office) :

Éditions du Muséum
38, rue Geoffroy St-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (1) 43-31-71-24
CCP (Post Giro) : 9062-62 Y Paris

Parution et prix irréguliers. Les ordres permanents d'achat et les commandes de volumes séparés sont reçus par le service de vente. Catalogue sur demande. Une liste des derniers titres parus figure en page 3 de couverture.

Volumes are published at irregular intervals, and at irregular prices. Standing orders and orders for single volumes should be directed to the Sales Offices. Free price list and catalogue on request. Recently published memoirs are listed on page 3 of the cover.

The Muséum national d'Histoire naturelle also publishes a Bulletin.

Conception graphique :
Alain DEFILIPPI

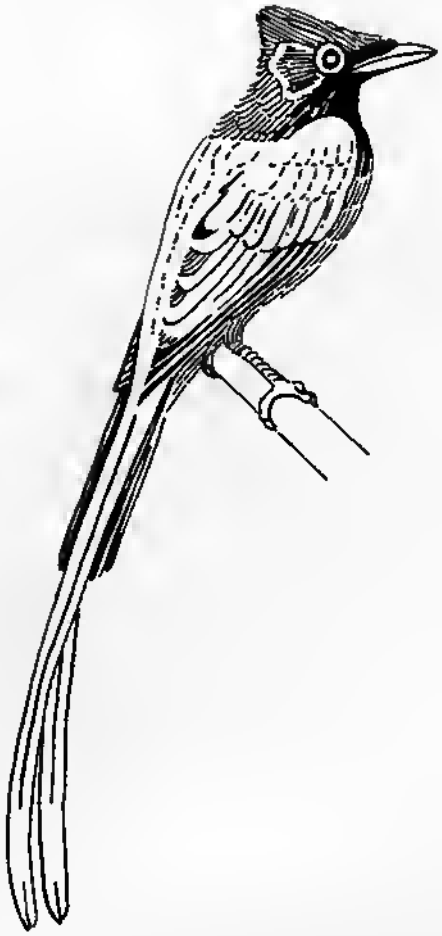
Source : MNHN, Paris

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00133238 5
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Ecologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon

Volume 1 : Morphologie des espèces et organisation du peuplement



Source : MNHN, Paris

ISBN : 2-85653-142-3
ISSN : 0078-9747
© Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1987.

Source : MNHN, Paris

Rx260c1

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

SÉRIE A
ZOOLOGIE
TOME 138

Christian ERARD

Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux)
Muséum national d'Histoire naturelle
55, rue Buffon
75005 PARIS
et
ECOTROP, C.N.R.S.

Ecologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon

Volume 1 : Morphologie des espèces
et organisation du peuplement

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
PARIS
1987

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Pages

RÉSUMÉ 9

ABSTRACT 13

INTRODUCTION 17

SITES ET MÉTHODES D'ÉTUDE 19

LE MILIEU NATUREL 23

Le climat 23

Le milieu forestier 27

1) Forêt primaire 27
2) Formations secondaires 27

MORPHOLOGIE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES 33

Présentation des espèces 33

Particularité anatomique des genres *Terpsiphone* et *Trochocercus* 47

Biométrie 48

1) Poids 48
2) Aile 49
a) *Les mesures alaires en tant qu'indicateurs de taille* 49
b) *La forme de l'aile* 55
c) *La variation des mesures alaires chez les mâles* T. viridis 62
3) Queue 63
a) *Longueur relative* 63
b) *Étagement des rectrices* 64
4) Tarse 65
5) Bec 66
6) Indice de similitude morphologique 72

Récapitulation et conclusion 75

LES DIMENSIONS DE LA NICHE ÉCOLOGIQUE 83

L'occupation du milieu 83

1) Les biotopes fréquentés par les divers gobe-mouches 83
2) L'occupation verticale du milieu 98
3) L'occupation horizontale du milieu 118
a) *Modalités de la recherche de la nourriture* 118
b) *Les abondances spécifiques et leur distribution* 156

Le régime alimentaire 186

Source : MNHN, Paris

La participation aux associations plurispécifiques d'insectivores 207
1) La fréquentation des rondes par les divers gobe-mouches 207
2) Discussion 221

DISCUSSION — CONCLUSION 233

Caractérisation écomorphologique des espèces constituant le peuplement de gobe-mouches gabonais 233
1) Caractères écomorphologiques liés à la locomotion 233
2) Caractères écomorphologiques liés à l'alimentation 235
3) Caractérisation écomorphologique globale 237

Organisation du peuplement 239
1) La compétition et ses implications 240
2) Éléments d'alternative à la compétition 243

REMERCIEMENTS 245

BIBLIOGRAPHIE 246

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

ERARD C., 1987.11.27. ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT DES GOBE-MOUCHES (AVES : MUSCICAPINAE, PLATYSTEIRINAE, MONARCHINAE) *DU NORD-EST DU GABON. 1 : Morphologie des espèces et organisation du peuplement. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, (Série A) 138 : 1-256. Paris. ISBN 2-85653-142-3.*

Le peuplement de gobe-mouches du Nord-Est du Gabon comprend 30 espèces : 13 Muscicapinés [*Muscicapa striata* (Pallas), *M. cassini* Heine, *M. sethsmithi* (van Someren), *M. epulata* (Cassin), *M. olivascens* (Cassin), *M. caerulescens* (Hartlaub), *Myioparus griseigularis* (Jackson), *M. plumbeus* (Hartlaub), *Pedilorhynchus comitatus* (Cassin), *Artomyias fuliginosa* Verreaux, *Stizorhina fraseri* (Strickland), *Fraseria ocreata* (Strickland) et *F. cinerascens* Hartlaub], 10 Platysteirinés [*Hyliota violacea* Verreaux, *Megabyas flammulatus* Verreaux, *Bias musicus* (Vieillot), *Batis minima* (Verreaux), *B. poensis* Alexander, *Platysteira cyanea* (Müller), *Diaphorophyia castanea* (Fraser), *D. tonsa* Bates, *D. blissetti chalybea* Reichenow et *D. concreta* (Hartlaub)] et 7 Monarchinés [*Erythrocercus mccalli* (Cassin), *Elminia longicauda* (Swainson), *Trochocercus nigromitratus* (Reichenow), *T. nitens* Cassin, *Terpsiphone rufiventer* (Swainson), *T. viridis* (Müller) et *T. batesi* Chapin].

Ce peuplement a été étudié de 1972 à 1985, surtout de 1972 à 1977 (plus de 5 000 heures d'observation), dans les divers habitats, en suivant des oiseaux marqués avec des bagues de couleur, sur des terrains balisés.

La région étudiée (bassin de l'Ivindo) est située sous l'équateur. Elle accuse une saisonnalité climatique : deux saisons pluvieuses, l'une de septembre à novembre, l'autre de février à mai (avec des tornades en février et surtout mars) et deux saisons sèches : une grande de juin à août caractérisée par une forte baisse de la pluviosité, de l'insolation, des températures et de l'évaporation, et une petite en décembre et janvier, parfois jusqu'à la mi-février, irrégulière d'une année à l'autre, caractérisée certes par un fléchissement des précipitations mais aussi par des températures et une insolation qui restent fortes.

La forêt qui recouvre la région étudiée est du type dense, humide et sempervirent, de basse et moyenne altitude, et s'apparente à celles du Cameroun, du Congo et du Zaïre.

La première partie du travail analyse la morphologie des espèces. Ces dernières sont décrites en détail, de manière à souligner les particularités qu'elles utilisent dans la communication visuelle ainsi que celles qui constituent des critères d'identification sur le terrain. Est démontrée l'existence d'un continuum de variation du plumage des ♂♂ *Terpsiphone viridis* nicheurs en un même point, depuis un plumage gynémorphique jusqu'à une livrée très différenciée mais dont les porteurs seraient plus détectables et vulnérables.

L'analyse morphologique portant sur les poids, sur les longueurs d'aile, sur la forme de l'aile, sur les longueurs de queue (longueur relative et étagement des rectrices), de tarse et de bec (longueur, largeur et hauteur), conduit à un certain nombre de considérations d'ordre taxinomique. Il apparaît que les genres *Pedilorynchus* et *Artomyias* sont synonymes de *Muscicapa : Artomyias fuliginosa* devient donc *Muscicapa infuscata*. *Stizorhina* serait un Turdiné : une hypothèse évolutive (fig. 25 B) suggère que *Stizorhina* et *Neocossyphus* seraient congénériques. *Hyliota* serait un Platysteirinè très différencié, non pas un Sylviiné comme l'ont suggéré certains auteurs. La séparation générique entre *Megabyas* et *Bias* paraît discutable. Il apparaît préférable de maintenir séparés les genres *Platysteira, Batis* et *Diaphorophyia*. *Erythrocercus* s'inscrit bien dans le cadre de la variabilité des Monarchinés. *Trochocercus nitens* est en fait un *Terpsiphone*. Il en va de même de *T. cyanomelas*. *Trochocercus* est donc synonyme de *Terpsiphone*. Plutôt que d'introduire un nouveau nom de genre, il paraît préférable de ranger les autres *Trochocercus* dans le genre *Elminia*.

L'analyse biométrique permet de définir un indice de similitude morphologique et d'établir un dendrogramme qui visualise le degré de ressemblance des espèces entre-elles. Elle autorise aussi, à partir des données écomorphologiques actuellement disponibles dans la littérature, de faire quelques prévisions sur la sélection d'habitat, les exigences alimentaires et surtout sur les modalités de recherche et de préhension des proies, prévisions qui se trouvent, dans l'ensemble confirmées.

La seconde partie du travail étudie les dimensions de la niche écologique. Le type d'habitat fréquenté par chaque espèce est défini, ce qui permet de dresser un tableau traduisant un premier niveau de séparation écologique des composantes du peuplement. Dans l'ensemble, une espèce donnée ne cohabite qu'avec la moitié du nombre des autres espèces de gobe-mouches présentes dans la région.

L'occupation différentielle des divers niveaux verticaux de l'architecture forestière est étudiée en séparant les données de forêt primaire de celles obtenues dans les formations secondaires. Pour chaque espèce, la variation saisonnière est décrite en combinant les données recueillies pour chaque saison et/ou en analysant les données mensuelles. Pour les espèces ayant fourni beaucoup de données, la variation interannuelle est examinée. Un indice de recouvrement de niches est ainsi calculé entre les diverses paires d'espèces coexistantes. Il apparaît une

Source : MNHN, Paris

assez forte variabilité saisonnière mais une relative stabilité des résultats d'une année sur l'autre. Durant la saison des pluies qui suit la grande saison sèche, les spectres d'occupation verticale du milieu par les diverses espèces se contractent et se décentrent vers le bas. Durant la grande saison sèche, la remontée des oiseaux dans l'architecture forestière est générale. Un certain nombre d'espèces peuvent assez aisément être classées selon qu'elles sont spécialisées dans l'exploitation de la voûte, des strates moyennes du sous-bois ou au contraire des couches les plus basses de la végétation. D'une manière générale les forts indices de recouvrement de niches pour cette dimension verticale sont associés à des paires d'espèces bien différentes au plan systématique ou morphologique.

L'occupation horizontale du milieu est abordée par l'étude des modalités de la recherche de la nourriture et par l'analyse des abondances spécifiques et de leur distribution. Le comportement et la localisation de chasse de chaque espèce sont décrits en détail et en insistant sur les interactions interspécifiques et, notamment pour *Terpsiphone viridis* et *T. batesi*, sur les modifications (dans le sens d'une simplification et spécialisation) de ces comportements selon que les oiseaux accompagnent ou non les bandes plurispécifiques d'insectivores. Il apparaît, dans l'ensemble, une grande plasticité du comportement de recherche de la nourriture : chaque espèce dispose de plusieurs modes qui peuvent être très différents les uns des autres. Chez les Platysteirinés, un modèle de type chasseur, par courts sauts accompagnés souvent d'un bref vol sur place, peut être appliqué à tous les membres de la sous-famille, avec bien sûr des variantes spécifiques. Chez les Monarchinés, toutes les espèces ont en commun un mode de chasse qui consiste en la prospection des feuillages, en balayant ceux-ci à l'aide des rectrices largement déployées et des rémiges plus ou moins étalées. Chez les Muscicapinés, la variabilité est beaucoup plus grande : les diverses espèces se rangent le long d'un gradient entre la chasse à l'affût à point fixe dans l'espace aérien (i.e. *Artomyias*) et l'exploration en continu dans les feuillages (i.e. *Myioparus*). À ce stade de l'étude, une comparaison des espèces prises deux à deux, faisant intervenir les différences d'habitat, l'occupation verticale du milieu et la localisation horizontale lors de la recherche de nourriture, laisse apparaître que seules 33 paires d'espèces (sur les 435 possibles) demeurent non complètement isolées spatialement.

Pour chaque espèce, les densités (nombre d'unités sociales par unité de surface) ont été estimées et les surfaces des territoires déterminées, sauf pour *M. striata* migrateur paléarctique, *H. violacea* très rare, *M. flammulatus* vraisemblablement migrateur afrotropical et *T. rufiventer* accidentel. Chez *T. viridis* dont les mâles montrent un fort degré de variabilité du plumage, les territoires sont d'autant plus grands que le plumage est plus blanc. Globalement, le peuplement de gobe-mouches se caractérise par quelques espèces abondantes et de nombreuses autres à faible densité. Les espèces paraissent plus saturer le milieu en forêt primaire que dans les formations secondaires et, d'une manière générale, les Muscicapinés moins que les autres. Aucune relation significative n'a été trouvée entre le poids des diverses espèces et la surface de leurs territoires. Globalement, il existe une corrélation linéaire positive et significative entre la surface moyenne des territoires spécifiques et la hauteur moyenne à laquelle se rencontre chaque espèce dans l'architecture forestière. Toutefois, dans une analyse par sous-famille, cette corrélation ne subsiste que pour les Muscicapinés. La prise en compte de l'abondance des espèces dans l'isolement écologique, dans le cadre d'une éventuelle compétition interspécifique, ne laisse que 15 paires d'espèces (sur les 435 de départ) non encore bien séparées.

Le régime alimentaire est étudié à l'aide de contenus stomacaux et d'observations directes d'oiseaux en chasse et d'adultes nourrissant des jeunes au nid. Peu de gobe-mouches s'attaquent aux Lépidoptères Rhopalocères : il s'agit surtout de *M. cassini* et, moins souvent, de *B. musicus, M. epulata, A. fuliginosa* et *T. viridis*. Les espèces présentent toutes des régimes alimentaires très diversifiés. Les différences entre les espèces de gobe-mouches apparaissent mieux dans les dimensions que dans la nature taxinomique des proies. Les tailles des proies ingérées suivent des distributions de type log-normal. Il apparaît que les 15 paires d'espèces qui n'étaient pas jusque-là écologiquement bien séparées le soient après l'analyse des régimes alimentaires. Les données suggèrent des différences interspécifiques dans la composition des régimes et dans les dimensions des proies, d'autant plus importantes que les espèces montrent des probabilités d'interactions plus grandes.

Un chapitre étudie le taux de participation aux associations plurispécifiques de chasse des insectivores. En continuité avec l'analyse des différences dans les modes de chasse observées chez les *Terpsiphone* selon qu'ils sont ou non dans les rondes, l'étude des rapports des *Diaphorophyia* entre eux dans l'architecture végétale montre que ces oiseaux atteignent un meilleur degré d'isolement spatial quand ils chassent ensemble dans les bandes d'insectivores que quand ils le font séparément. Les Muscicapinés chassent essentiellement en dehors des rondes : 9 espèces sur 13 n'y sont qu'accidentelles, 2 accessoires et 2 régulières. Chez les Platysteirinés, 1 espèce est accidentelle, 1 permanente, les 8 autres sont régulières ou accessoires. Mises à part 1 espèce épisodique et 1 accessoire, les Monarchinés sont des membres réguliers ou permanents des rondes. Il existe une relation entre la propension des espèces à se joindre aux rondes et les modalités de leur recherche de nourriture. Les chasseurs à l'affût sont accidentels dans les rondes et, d'une manière générale, des espèces épisodiques aux permanentes, le mode de chasse évolue dans le sens d'une utilisation de plus en plus spécialisée de la faune invertébrée des feuillages, lors d'une prospection systématique de la végétation, accompagnée d'une complication croissante des comportements de chasse. De vivre en groupes monospécifiques renforce la participation aux rondes. Les taux de fréquentation des rondes sont moindres dans les formations secondaires qu'en forêt primaire. Il existe une relation entre la surface des domaines vitaux et le taux de fréquentation des rondes, lequel varie de manière saisonnière. L'organisation des rondes observées au Gabon apparaît moins élaborée que celles des rondes néotropicales. Au moins dans l'exemple gabonais, les rondes procurent un avantage alimentaire important à leurs participants, en plus d'un bénéfice anti-prédateur. Les

Source : MNHN, Paris

rondes s'inscriraient comme une stratégie adaptative pour minimiser les risques d'extinction : selon les conditions de milieu, les individus chercheraient à réduire les risques de prédation ou ceux d'un mauvais rendement de leur quête alimentaire, en termes de gains et dépenses énergétiques.

Synthétisant les données exposées, la discussion finale étudie la caractérisation écomorphologique des espèces constituant le peuplement des gobe-mouches gabonais. Un simple diagramme mettant en relation la longueur relative du tarse et l'allongement de l'aile permet de séparer clairement les chasseurs aériens des prospecteurs des feuillages. La séparation est plus nette et la variabilité plus faible chez les oiseaux de la forêt primaire que chez ceux des formations secondaires. Des relations existent entre la forme du bec et le mode de capture des proies. La longueur du bec renseigne sur la taille — et sa variabilité — des proies consommées. Des différences de taille de bec entre deux espèces n'impliquent aucunement un isolement écologique entre ces espèces. Une analyse en composantes principales permet (fig. 93) de caractériser 6 grands types de comportement alimentaire des gobe-mouches gabonais : a) les fouilleurs de feuillages qui capturent leurs proies à l'issue d'un vol en oblique vers le haut, b) les prospecteurs de feuillages qui y circulent en piquant du bec des proies posées, c) les explorateurs des feuillages qui effectuent des pirouettes en poursuivant les proies délogées, d) les vrais chasseurs aériens qui attaquent des proies mobiles, e) les chasseurs aériens qui capturent souvent des proies dans les houppiers, f) les oiseaux qui utilisent beaucoup le vol plongeant. Dans l'ensemble, une ségrégation écologique n'est vraiment nette qu'entre espèces morphologiquement très semblables ou très différentes. Il est bien évident que les prévisions écomorphologiques que l'on peut faire demeurent très grossières. On peut penser que la morphologie ne prédétermine pas le comportement et le régime alimentaire d'une espèce donnée d'une manière aussi stricte qu'on ne le croit trop souvent.

Ces données recueillies sur les gobe-mouches gabonais sont envisagées sous l'angle de la compétition interspécifique. L'idée d'un rapport de similitude constant entre espèces potentiellement compétitives n'est pas défendable. Les observations sur l'utilisation différentielle selon les espèces de l'habitat et de ses ressources vont souvent dans le sens mais parfois à l'encontre des prévisions de la théorie de la compétition. L'accent est mis sur la nécessité d'envisager d'autres éléments d'alternative ou de complémentarité à la compétition pour mieux comprendre la structuration des peuplements.

Un second volume analysera l'organisation sociale des espèces, les modalités d'utilisation de leurs domaines vitaux, leurs systèmes de communications visuelle et acoustique et leur biologie de la reproduction.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ABSTRACT

ERARD C., 1987.11.27. ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT DES GOBE-MOUCHES (AVES : MUSCICAPINAE, PLATYSTEIRINAE, MONARCHINAE) *DU NORD-EST DU GABON. 1 : Morphologie des espèces et organisation du peuplement. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, (Série A) 138 : 1-256. Paris. ISBN 2-85653-142-3.*

Ecology and behaviour of flycatchers *(Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae)* in N.-E. Gabon. 1 : Species morphology and community structure.

Thirty species of flycatchers are known to occur in north-eastern Gabon : 13 Muscicapinae [*Muscicapa striata* (Pallas), *M. cassini* Heine, *M. sethsmithi* (van Someren), *M. epulata* (Cassin), *M. olivascens* (Cassin), *M. caerulescens* (Hartlaub), *Myioparus griseigularis* (Jackson), *M. plumbeus* (Hartlaub), *Pedilorhynchus comitatus* (Cassin), *Artomyias fuliginosa* Verreaux, *Stizorhina fraseri* (Strickland), *Fraseria ocreata* (Strickland) and *F. cinerascens* Hartlaub], 10 Platysteirinae [*Hyliota violacea* Verreaux, *Megabyas flammulatus* Verreaux, *Bias musicus* (Vieillot), *Batis minima* (Verreaux), *B. poensis* Alexander, *Platysteira cyanea* (Müller), *Diaphorophyia castanea* (Fraser), *D. tonsa* Bates, *D. blissetti chalybea* Reichenow and *D. concreta* (Hartlaub)] and 7 Monarchinae [*Erythrocercus mccalli* (Cassin), *Elminia longicauda* (Swainson), *Trochocercus nigromitratus* (Reichenow), *T. nitens* Cassin, *Terpsiphone rufiventer* (Swainson), *T. viridis* (Müller) and *T. batesi* Chapin].

This assemblage of species has been studied between 1972 and 1985, especially from 1972 to 1977, during more than 5 000 hours of observation in every type of habitat. Colour-ringed birds were followed in a zone gridded with trails every 100 m and covering an area of about 2 km².

The study has been conducted in the basin of the Ivindo river, situated on the equator. The climate is seasonally variable, two rainy seasons alternating with two dry periods. The main rainy season is from September to November, the other is from February to May, with heavy storms in February and especially in March. The long dry season from June to August is characterized by very low rainfall, insolation, temperature and evaporation. The short dry season in December and January, sometimes until mid-February, is irregular from year to year. It is characterized not only by a reduced rainfall but also by the persistence of high temperature and insolation.

The forest which covers the area is of a dense, humid, evergreen and lowland type, and is closely allied to the forests found in Cameroon, Congo and Zaïre.

The first part of the study deals with a morphological analysis of the species. The latter are described in detail with an emphasis on the peculiarities of morphology used for visual communication and helpful as field identification marks. A continuum is demonstrated in the plumage variation of males *Terpsiphone viridis* breeding at any given locality : they vary from a gynemorphic plumage to a very differentiated dress which would be more detectable and vulnerable.

Through an analysis of weights, wing lengths, wing shapes, tail lengths (length relative to size, and grading of tail-feathers), tarsus and bill lengths (with breadth and thickness), a number of taxonomic conclusions can be drawn. Thus the genera *Pedilorynchus* and *Artomyias* appear to be synonyms for *Muscicapa : Artomyias fuliginosa* therefore becomes *Muscicapa infuscata. Stizorhina* should belong with Turdinae : an evolutionary hypothesis (fig. 25 B) leads to consider *Stizorhina* and *Neocossyphus* as congeneric. *Hyliota* is considered as a specialized Platysteirinae, not a Sylviinae as several authors have suggested. A generic separation between *Megabyas* and *Bias* is debatable. It is recommended to maintain generically distinct *Platysteira, Batis* and *Diaphorophyia. Erythrocercus* keeps well in the variability of Monarchinae. *Trochocercus nitens* is in reality a *Terpsiphone. T. cyanomelas* type species of the genus is also a *Terpsiphone.* Rather than introducing a new genus name it seems wiser to include all *Trochocercus* species except *nitens* and *cyanomelas* in the genus *Elminia.*

A biometrical analysis leads to a morphological index and a dendrogram illustrating the degree of similarity between species. Based on present knowledge of ecomorphology many predictions can be formulated on habitat selection, feeding constraints and especially technics of searching and handling of prey. Most of these predictions appear to be supported by the results of the study.

The second part of the monograph deals with various dimensions of the ecological niche of the different species.

Criteria for specific habitat selection are defined for each species. This allows to distinguish a first level of ecological separation between the different species of flycatchers in the bird community. Globally every species coexists with only half the number of flycatchers present in the area.

The differential occupation of the various vertical layers of the forest architecture is examined, data from primary forest being separated from those in secondary successions. For each species seasonal variation is described, combining data for each season and/or analysing monthly data. Interannual variation can be studied for data-rich species. A niche overlap index is calculated for the various coexisting species-pairs. A rather strong

Source : MNHN, Paris

seasonal variability is apparent in the vertical localization of species ; the pattern seems rather constant from year to year. During the wet season which follows the longest dry one, specific vertical occupation spectra are narrower and skewed towards lower heights ; whilst during the long dry season all these spectra are shifted towards the highest values. A number of species can be quite easily classified as specialists in their exploitation pattern of the canopy, the mid-strata of the understory or of the lowest levels of vegetation. Broadly speaking, high niche overlap indices in the vertical dimension of habitat selection are associated with taxonomically or morphologically very different species-pairs.

The horizontal dimension of habitat selection is considered through species-specific foraging tactics and analysis of specific abundances and their spatial distribution.

The foraging zone and feeding behaviour are described in detail for every species. Special attention is paid to interactions between species and especially for *Terpsiphone viridis* and *T. batesi*, to modifications (towards simplification and specialization) of foraging behaviour according to whether the species is a member of a mixed-species flock or not. As a whole, foraging behaviours appear highly plastic : each species displays several behavioural types which can greatly differ from each other. The model of a jumping foliage-gleaner bird using short, often upward-striking catching flights can be applied to every member of the sub-family Platysteirinae, though with specific variants. All the species of Monarchinae share the habit of carefully looking for insects in the foliage, which they " sweep " with their lifted and widely spread tail-feathers, and with downward incurved and partially open wings. In the Muscicapinae, variability is higher. The different species can be ordered along a gradient from true flycatching in open air (i.e. *Artomyias*) to intense foliage-gleaning for stationary prey (i.e. *Myioparus*). At this stage, an analysis based on different parameters of habitat selection of all the 435 possible species-pairs shows that only 33 of them are not spatially isolated.

Densities (number of social units per surface unit) have been calculated for every species and the size of species specific territories has been estimated, except for *M. striata* a palearctic migrant, *H. violacea* a scarce species, *M. flammulatus* a probably afrotropical migrant, and *T. rufiventer* an accidental. In *T. viridis* whose males show a high degree of plumage variation, territories are larger when their owner's plumage is whiter. Globally the assemblage of flycatchers is made of a few abundant species and many more rare ones. Species appear to saturate their habitat more in primary forest than in second growth ; broadly speaking Muscicapinae saturate their habitat less than other subfamilies. No significant relationship could be found between species'weight and territory size. As a whole, a positive and significative linear correlation exists between mean specific territory size and mean height, though an analysis at subfamily level shows that such a correlation remains statistically significative only for Muscicapinae. Taking count of species abundances leaves only 15 species-pairs ecologically unsegregated, under the assumption of an interspecific competition.

Diet has been studied through the analysis of stomach contents, observations of foraging birds and of adults feeding young at the nest. Only a few flycatchers prey on butterflies, the main predator being *M. cassini*, but *B. musicus, M. epulata, A. fuliginosa* and *T. viridis* also sometimes catch butterflies. All species have very diversified diets. Diet differ more by prey sizes than by taxonomic nature of prey. Prey sizes follow a log-normal distribution. The 15 species-pairs left ecologically unsegregated above now appear isolated when diet of the component species is considered. Our data suggest more important interspecific differenees in diet composition and prey size as species have higher probalities to interact.

One chapter is devoted to the participation of these flycatchers to polyspecific feeding assemblages of insectivorous vertebrates in primary forest and secondary successions. Complementing the analysis of foraging differences in *Terpsiphone* whether they are found in mixed-flocks or not, the study of behavioural relationships between *Diaphorophyia* species in forest architecture shows that these species are better segregated in space when they forage together in mixed-species flocks than when they feed separately. Most of Muscicapinae rarely join polyspecific flocks : 9 species out of 13 are only accidental members, 2 accessory and 2 regular. Among Platysteirinae only 1 species is accidental, 1 permanent, and the other 8 regular or accessory. Except one episodic and one accessory species, Monarchinae are regular or permanent attendants of mixed flocks. There is a relationship between the propensity of species to join flocks and their foraging tactics. True flycatchers are accidental members of flocks, and broadly speaking, from episodic to permanent species, foraging tactics vary towards a more specialized exploitation of the foliage invertebrate fauna in the course of a systematic exploration of vegetation when searching behaviour is much sophisticated. Life in monospecific groups strengthens the tendency to join mixed-species flocks. Species join less frequently interspecific foraging flocks in second growth than in primary forest. There is a relation between mean size of territories or home ranges of the different species and their annual mixed-species flocking ratio. This ratio of participation (number of observations of the species foraging in mixed-flocks to the total number of observations of this species while it is foraging) fluctuates seasonally. Gabonese mixed-species flocks are less well structured than neotropical ones. At least in this gabonese case a feeding advantage seems more likely than an antipredatory benefit. Mixed-species flocks could be considered as resulting from an adaptative strategy for minimizing risks of extinction : according to their environment, individuals would try to reduce the risks of energetically bad cost-benefit ratios of their foraging or those of predation.

Endeavouring to synthesize the informations presented in the different chapters, the final discussion attempts an ecomorphological characterization of this community of gabonese flycatchers. A mere graph of relative tarsus length against relative wing lengthening results in a clearcut opposition between flycatchers and foliage-gleaners. This separation is even more obvious and the variability less marked in primary forest birds than second growth species. A strong correlation exists bet-

Source : MNHN, Paris

ween bill shape and catching-handling prey behaviour. Bill length is an indicator of prey size and its variability. Bill length differences between two species cannot in any way be considered as an indication of ecological segregation between these species. Through a PCA, 6 types of foraging behaviour can be characterized by morphological traits (fig. 93) : a) foliage-gleaners which catch prey at the end of a short upward flight in oblique ; b) gleaners which move in foliages, picking up stationary prey ; c) foliage-gleaners which make acrobatic flights while pursuing the prey they have dislodged ; d) true flycatchers which catch moving prey ; e) flycatchers which often catch prey in foliages ; f) birds which frequently use downward flights. As a whole, ecological separation is only obvious between morphologically very different or very similar species. The ecomorphological predictions which can be made remain necessary crude. One is lead to the conclusion that morphology does not strictly determine the diet and foraging behaviour of a given species.

Our data on Gabon flycatchers are also interpreted in relation to interspecific competition theory. The existence of a constant similarity ratio between potentially competing species appears untenable. The observations on differential utilization of the habitat and its resources by the various species of flycatchers often support, but sometimes do not, predictions of competition theory. The need is stressed to take into consideration alternative interpretations in order to better understand the structuring of tropical forest communities.

A second volume will deal with the social organization of the species, the ways they utilize their territories or home ranges, their visual and acoustic systems of communication and their reproductive life-history.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les naturalistes habitués aux régions tempérées et qui ont travaillé dans les milieux tropicaux, et plus particulièrement dans les forêts, ont toujours insisté sur la grande variété des espèces animales et végétales qui s'y rencontrent. L'explication de cette remarquable richesse spécifique demeure l'un des sujets fort débattus de l'écologie actuelle. Des éléments de réponse ont certes été proposés. Plusieurs synthèses (Pianka 1966, Orians 1969, Blondel 1979, Terborgh 1980, Bourlière 1983, 1984) les récapitulent en les discutant, sans toutefois être en mesure de classer par ordre d'importance les divers facteurs explicatifs possibles.

Depuis quelques années, de plus en plus écologistes et biogéographes s'accordent toutefois à considérer que des causes historiques ont joué un rôle fondamental dans la constitution des peuplements aviens. Comparativement aux régions tempérées, les zones tropicales auraient été marquées par des taux de spéciation plus importants, associés à un plus faible degré d'extinction (cf. Haffer 1969, 1974, MacArthur 1969, Diamond 1973, Dorst 1973, 1974).

Comme le remarque fort justement Bourlière (1984), la richesse spécifique des peuplements animaux tropicaux n'est certainement pas due à une cause unique mais plutôt à une combinaison d'événements historiques à long terme et de facteurs écologiques à court terme.

Une relative stabilité climatique des milieux tropicaux par rapport à ceux des régions tempérées a été invoquée et a fait écrire que la structuration des peuplements y serait davantage sous la dépendance des facteurs biotiques car les fluctuations de l'environnement physique n'y seraient que de faible amplitude. Cette stabilité entraînerait celle des ressources, assurant notamment la continuité temporelle de leur disponibilité (Dobzhansky 1950, Hutchinson 1959, Connell et Orias 1964, Sanders 1968, MacArthur 1969, 1972, Diamond 1978).

Nombre d'explications écologiques de la richesse spécifique trouvent leurs racines dans la théorie de la niche hutchinsonienne (Hutchinson 1958, MacArthur et Levins, 1964, 1967, Levins 1968, MacArthur 1968, Vandermeer 1972, Whittaker *et al.* 1973, Cody 1974, Schoener 1974, Colwell et Fuentes 1975, Blondel et Bourlière 1979, Henry 1979a, Lamotte 1979, Vuilleumier 1979) relative aux modalités du partage et de l'utilisation des ressources dans un écosystème donné.

Le spectre des ressources serait plus large que dans les milieux tempérés : les ressources seraient à la fois plus variées et plus abondantes (MacArthur 1958, 1972, Hespenheide 1971, Schoener 1971). La production serait donc plus forte et plus homogène (Connell et Orias 1964).

Cette abondance régulière des ressources favoriserait donc la mise en place de peuplements plus riches, ceci d'autant mieux que les gradients de ressources seraient plus finement subdivisés, les espèces réalisant des niches plus étroites, devenant plus « spécialistes » (Klopfer et MacArthur 1960, 1961, MacArthur *et al.* 1966, MacArthur et Levins 1967, Karr 1971). Par ailleurs, les recouvrements de niches tolérés seraient plus importants, autorisant une plus grande similitude écologique des espèces qui réduiraient la partie exclusive de leur niche (Klopfer et MacArthur 1960, 1961). D'une manière générale, la compression, ou plutôt la densité des espèces (« species-packing ») sur les divers gradients d'exploitation des ressources, ou dimensions de la niche, s'avérerait plus forte sous les tropiques qu'en zone tempérée (Klopfer et MacArthur 1960, Terborgh 1980).

Les peuplements tropicaux compteraient aussi davantage de guildes (au sens de Root 1967) qui seraient en outre plus grandes et dans lesquelles les espèces seraient réparties sur de plus larges éventails de taille (Orians 1969, Karr 1971, Schoener 1971a).

Il a également été proposé qu'en milieu tropical, les remplacements d'espèces (« species turnover ») entre les habitats seraient très importants, entraînant ainsi une augmentation de la diversité β (MacArthur 1969) dont la contribution ne serait toutefois que réduite, en Amazonie du moins (Terborgh, 1985).

Une autre explication réside dans le fait qu'en région tempérée, la diversité avifaunistique augmente avec la diversité structurale du milieu, ce qui permet

Source : MNHN, Paris

des prévisions quant à l'absence ou la présence de certaines espèces en fonction des caractéristiques du milieu (MacArthur et MacArthur 1961, MacArthur *et al.* 1962, Recher 1969, Karr 1971, Blondel *et al.* 1973, Roth 1976). Une plus grande complexité tropicale, notamment dans les forêts, se traduirait par la forte stature de la végétation, par davantage de strates superposées, par une grande variété d'essences végétales et, comme le souligne Bourlière (1984), par un nombre élevé de modèles architecturaux au sens de Hallé *et al.* (1978). Elle engendrerait une plus grande richesse avifaunistique (MacArthur *et al.* 1966, Terborgh 1977, 1985). Toutefois, ce type de relation n'a pas été trouvé dans les milieux tropicaux étudiés par Orians (1969), Lovejoy (1974), Pearson (1975) ou Vuilleumier (1972). Il reste toujours, comme le fait remarquer justement Terborgh (1985), à examiner dans le détail la relation entre la complexité de la structure physique du milieu et la diversité des ressources alimentaires, ceci pour déterminer si l'avifaune répond bien à la première *per se* plutôt qu'à la seconde.

Il a enfin été avancé que, sous les tropiques, il y aurait plus de prédateurs et/ou de parasites qui maintiendraient les populations au-dessous du seuil de compétition, ce qui permettrait, par feed-back, l'installation d'autres espèces ainsi que d'autres prédateurs (Pianka 1966, Paine 1966).

La plupart de ces diverses propositions résultent davantage de considérations théoriques que d'analyses de faits d'observation. Les raisonnements mis en jeu reposent essentiellement sur un postulat, fortement ancré en écologie actuelle, qui fait de la compétition le moteur de la structuration des peuplements. Ce véritable dogme apparaît toutefois de plus en plus contesté, sans que soit cependant remise en cause la réalité de la concurrence.

L'avifaune des forêts du Nord-Est du Gabon est l'une des plus riches d'Afrique (Brosset et Erard 1986). L'analyse de cette remarquable diversité des peuplements aviens a été abordée en termes généraux, en utilisant de larges catégories taxinomiques et écologiques (Erard 1986, Brosset et Erard, en préparation). Pour mieux cerner les problèmes posés par la coexistence de ces nombreuses espèces, nous avons choisi d'étudier en détail le peuplement des gobe-mouches.

Nous avons été conduits à nous intéresser à ce groupe pour diverses raisons. Comme pour beaucoup d'autres oiseaux forestiers afrotropicaux, leur biologie demeurait fort mal connue, quand on en savait quelque chose. L'inventaire des espèces, qui dut être complété dans la première phase de ce travail, révélait un riche peuplement dont les éléments se trouvaient répartis dans les divers types d'habitat présents dans la région et qui, dans chacun de ces derniers, montrait des cas d'espèces congénériques vivant côte à côte. Rapidement apparut la diversité des comportements de ces oiseaux, notamment en ce qui concerne la façon dont ils exploitent le terrain où ils vivent et aussi celle dont ils organisent leur vie sociale. En outre, la variété de leurs types morphologiques amenait à s'interroger sur les relations susceptibles d'exister entre ces derniers et les traits écologiques ou comportementaux.

À l'évidence, le peuplement de gobe-mouches constitue un ensemble original d'espèces suffisamment nombreuses et diversifiées pour que son étude permette une meilleure compréhension des mécanismes qui autorisent la coexistence des diverses espèces, si tant est qu'elles montrent effectivement des interactions entre elles. Les espèces se partagent-elles réellement les ressources du milieu et selon quelles modalités ? Quelles variables peuvent rendre compte, par exemple, de la remarquable variété des comportements alimentaires ? Quels types de relations relient les ressemblances dans les modes de recherche alimentaire aux variables de l'habitat ou aux caractères morphologiques ? Comment peut-on caractériser la niche de chaque espèce ? Le peuplement peut-il être alors considéré comme structuré, les espèces s'organisant en fonction de limites imposées par la concurrence, ou doit-on admettre qu'il ne s'agit que d'un simple assemblage d'espèces juxtaposées pour les besoins d'une niche répondant davantage à la définition de Grinnell (1904, 1917, cf. James *et al.* 1984) ?

Dans le présent mémoire, nous exposons les résultats relatifs à l'analyse des traits biométriques les plus marquants de la morphologie des divers gobe-mouches. Nous montrons comment chaque espèce occupe le milieu selon les types d'habitat, les différentes strates de la végétation, les caractéristiques de la distribution horizontale de ses unités sociales et selon les modalités de sa recherche alimentaire (comportements, localisations, associations plurispécifiques). Nous présentons également ce que nous savons du régime alimentaire de chacun de ces oiseaux. Ces données nous permettront de discuter l'organisation du peuplement et d'apporter des éléments de réponse aux questions posées dans les lignes précédentes.

Les conclusions de la présente étude seront utilisées et amplifiées dans un second volume où nous prendrons en compte l'organisation sociale des espèces, les modalités d'utilisation de leur domaine vital, leurs systèmes de communication visuelle et acoustique, et leur biologie de la reproduction.

Source : MNHN, Paris

SITES ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Ce travail fut conduit dans le Nord-Est du Gabon où, d'une manière générale, nous avons circulé sur l'ensemble du bassin du haut Ivindo (cf. Brosset et Erard 1986). La zone principale d'étude fut la région de Makokou, notamment le plateau de M'Passa (= Ipassa), sur les quadrats de l'ancien Laboratoire d'Écologie tropicale du C.N.R.S., devenu Institut de Recherches en Écologie tropicale du CENAREST. Nous avons aussi travaillé à Bélinga, dans une région forestière d'altitude plus élevée. Les oiseaux des formations secondaires ont été étudiés un peu partout, avec toutefois un terrain plus particulièrement suivi autour du village de M'Bés, situé à 25 km à l'Ouest de Makokou.

Nous n'avons malheureusement pas fait de séjour ininterrompu couvrant tout un cycle annuel. Néanmoins, nous avons effectué 8 séjours qui concernent toutes les saisons et qui permettent aussi d'avoir une idée des variations au long de la période d'étude : 27 octobre 1972 - 29 janvier 1973, 8 septembre - 7 décembre 1973, 22 février - 21 mai 1974, 10 janvier - 7 avril 1975, 5 juin - 3 septembre 1976, 18 décembre 1976 - 24 mars 1977, 9 juin - 3 septembre 1981, 7 février - 6 Mai 1985. Précisons toutefois que les deux derniers séjours ne furent pas entièrement consacrés à l'étude des gobe-mouches ; la majeure partie des données que nous présentons furent recueillies durant la période 1972-1977, représentant plus de 5 000 heures d'observation.

Les oiseaux de forêt et des formations secondaires denses se décèlent le plus souvent grâce à leurs émissions vocales. Nous avons donc, au départ de notre travail, recensé tous les types de vocalisation des oiseaux que nous voulions étudier. Nous fûmes à ce propos grandement favorisé, au démarrage de notre étude, par la présence à nos côtés de C. Chappuis qui nous fit profiter de sa remarquable expérience de la bioacoustique des oiseaux afrotropicaux. Les divers cris et chants furent systématiquement enregistrés et les contextes de leur émission soigneusement notés. Ces enregistrements furent utilisés, en les rediffusant, pour capturer les oiseaux et les marquer à l'aide de bagues colorées combinées de manière telle qu'ils puissent être en permanence individuellement identifiés.

Pour étudier dans le détail la biologie des diverses espèces, analyser la façon dont elles exploitent le milieu et déceler d'éventuelles interactions entre elles, nous avons, dans notre zone forestière de M'Passa (2 km^2) et celle des formations secondaires de M'Bés (1 km^2 dont 28 ha balisés) systématiquement reporté toutes nos observations sur plan quadrillé. Les oiseaux étaient observés directement (nous avons toujours fait des efforts dans ce sens, pour minimiser le biais de ne prendre en compte que des individus acoustiquement décelés) ou repérés au chant ou au cri puis localisés avec précision sur le terrain. Tous les déplacements des oiseaux sous observation ont été cartographiés. En même temps étaient notés au mieux les éléments permettant de caractériser le comportement postural et vocal ainsi que la localisation de l'oiseau dans l'architecture végétale et ses relations avec ses partenaires conspécifiques, familiaux ou non, ou celles qu'il montrait vis-à-vis d'autres espèces présentes.

Par l'observation en continu d'oiseaux marqués, nous avons pu tracer des cartes des territoires pour les diverses espèces et étudier la façon dont ils étaient défendus. Ces données sur les individus identifiables, et des relevés de déplacements d'oiseaux à plusieurs observateurs, chacun prenant en compte des individus de couples différents mais avec des territoires contigus, ont été utilisés pour interpréter les informations recueillies sur l'ensemble des quadrats et obtenir une image, à chacun de nos séjours, de la répartition et de la densité des unités sociales.

À propos de ces cartographies de territoire, nous insisterons ici sur le fait que, pour plusieurs espèces, des chevauchements des domaines vitaux instantanés (déterminés en 3 mois d'observation) apparaissent sur les plans. Ces recouvrements sont vraisemblablement surestimés dans beaucoup de cas. Étant donné la grande surface des domaines, les observations où les propriétaires de territoires contigus se trouvent ensemble dans cette zone sont relativement moins fréquentes que les autres. De la sorte, nous n'avons pas pu y déterminer le tracé exact des limites d'exclusion territoriale qui s'imbri-

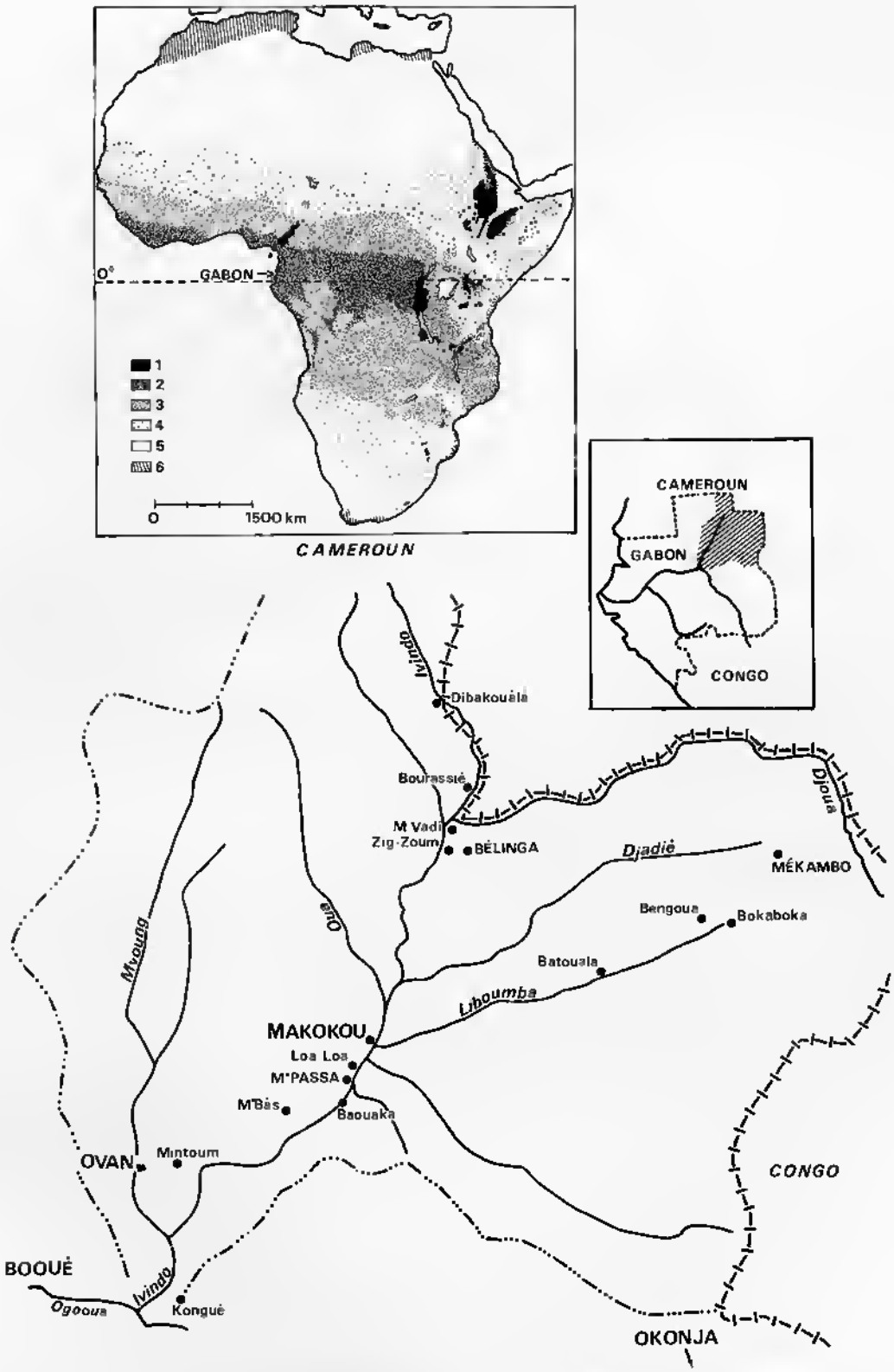
Source : MNHN, Paris

quent en dents de scie (dans les plans horizontaux et verticaux, les territoires étant des volumes, non des surfaces, comme l'a déjà souligné Breckenridge 1956), comme nous l'ont montré des observations en ces endroits de la présence simultanée des tenants de territoires voisins. Ceci s'applique particulièrement aux espèces qui, dans leurs déplacements, suivent les rideaux de lianes (*Diaphorophyia castanea* et *Trochocercus nitens* par exemple).

Pour l'étude des régimes alimentaires, en plus de l'observation directe, nous avons collecté des oiseaux dans les divers biotopes, en évitant bien sûr de prélever des individus sur et autour des terrains où nous suivions des populations marquées. Les collectes ont été réparties sur les divers mois et années d'étude pour minimiser leur impact sur la dynamique des populations des zones chassées. Les spécimens prélevés sont conservés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle soit en peaux pour étude taxinomique, soit en squelettes, soit en individus immergés dans un liquide de préservation en vue d'examens anatomiques. Nous les avons utilisés pour caractériser les traits écomorphologiques des gobe-mouches gabonais. Nous avons ainsi mesuré la longueur d'aile pliée (par étirement maximum), la différence entre la pointe de chaque rémige primaire et la pointe de l'aile, les longueur (depuis le front), largeur (à la base) et hauteur (au milieu des narines) du bec, la longueur du tarse et la longueur de la queue. Pour cette dernière, nous n'avons pris qu'une seule mesure — la plus longue — pour les oiseaux à queue carrée ou très légèrement échancrée ou arrondie. Pour les espèces à queue très étagée (Monarchinés), nous avons retenu : Q_1 = longueur des rectrices externes, Q_2 = différence de longueur entre les rectrices submédianes et externes, exprimant l'arrondi de la queue, et Q_3 = longueur des filets des rectrices centrales, mesurée entre la pointe des rectrices médianes et l'apex des submédianes.

D'autres précisions sur les méthodes sont données dans le texte dans la présentation de certains résultats.

Source : MNHN, Paris



CARTES. — En haut : les divers types de végétation africains.

1 = végétation montagnarde ; 2 = forêt dense humide de basse et moyenne altitudes ; 3 = forêts claires humides, savanes ; 4 = forêts claires sèches, steppes ; 5 = déserts et steppes subdésertiques ; 6 = maquis (d'après Keay 1959).

En bas : localisation de la zone étudiée (hachures), rivières et localités du haut Ivindo.

Source : MNHN, Paris

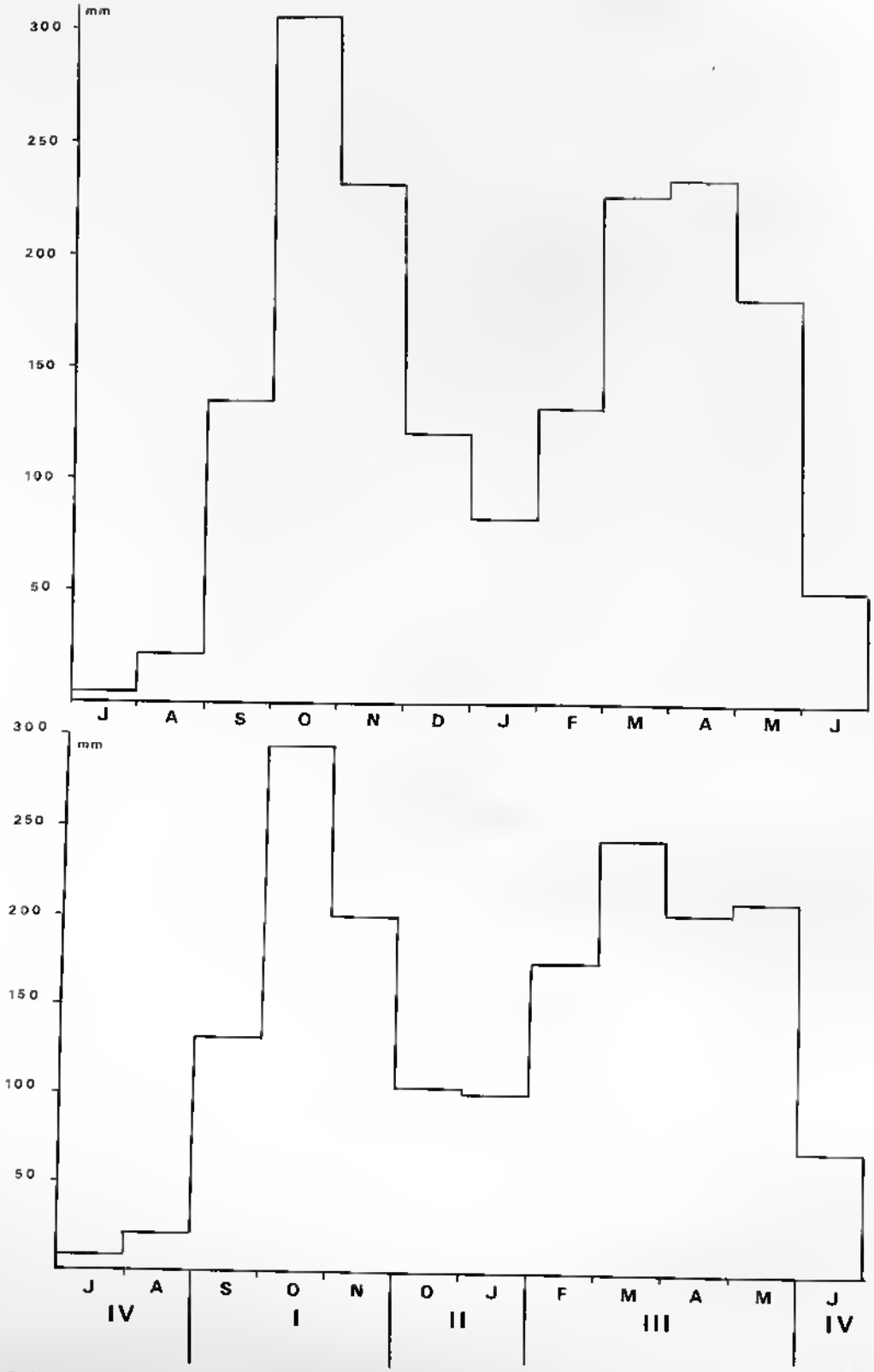


FIG. 1. — En haut : précipitations moyennes mensuelles en région de Makokou (données de 1951-1970). En bas . histogramme pluviométrique de la station de M'Passa (novembre 1972 - février 1977). Les chiffres romains désignent les diverses saisons : I = 1ère saison des pluies, II = petite saison sèche, III = 2e saison des pluies, IV = grande saison sèche. Les histogrammes commencent au mois de juillet car le cycle annuel des Muscicapidés étudiés est de type austral.

Source : MNHN, Paris

LE MILIEU NATUREL

La région étudiée correspond au bassin de l'Ivindo. Une présentation générale relative aux oiseaux a déjà été publiée (Brosset et Erard 1986) et des descriptions plus détaillées ont été fournies sur la végétation (Caballé 1978, 1984, Florence 1981, Florence et Hladik 1980, Hallé 1964, 1965, Hallé et Le Thomas 1967, 1970, Hallé *et al.* 1967, Hladik 1978, 1982, Hladik et Hallé 1973) et sur la climatologie (Cruiziat 1966). Nous ne nous en tiendrons donc ici qu'aux caractères écologiques généraux.

Le climat

Bien que située juste sous l'équateur, la région accuse une saisonnalité climatique. On peut en effet distinguer, en fonction de la répartition des précipitations dont la moyenne annuelle est de 1 725 mm, deux saisons sèches et deux humides (fig. 1).

a) de septembre à novembre, une première saison pluvieuse se caractérise par de fortes valeurs pluviométriques, maximales en octobre, par des nombres moyens de jours de pluie relativement élevés pour tous les types de précipitations (fig. 3 A, B), par des températures et une insolation plutôt fortes (fig. 3 C, D, E).

b) en décembre et janvier (parfois même jusqu'à la mi-février) se manifeste une petite saison sèche, irrégulière d'une année à l'autre (cf. fig. 2), caractérisée certes par une diminution des précipitations mais aussi par ses températures et son insolation qui restent fortes et comparables à celles de la saison précédente.

c) de février à mai s'étend la grande saison des pluies dont la courbe pluviométrique, bien qu'étalée dans le temps, demeure inférieure à celle de la première saison humide. En revanche les températures et l'insolation y sont maximales. Les mois de février et surtout de mars sont ceux des tornades : gros orages accompagnés de vents violents, très impressionnants en forêt et qui provoquent de nombreuses chutes d'arbres (chablis).

d) de juin à août, c'est la grande saison sèche au cours de laquelle la pluviosité, l'insolation, les

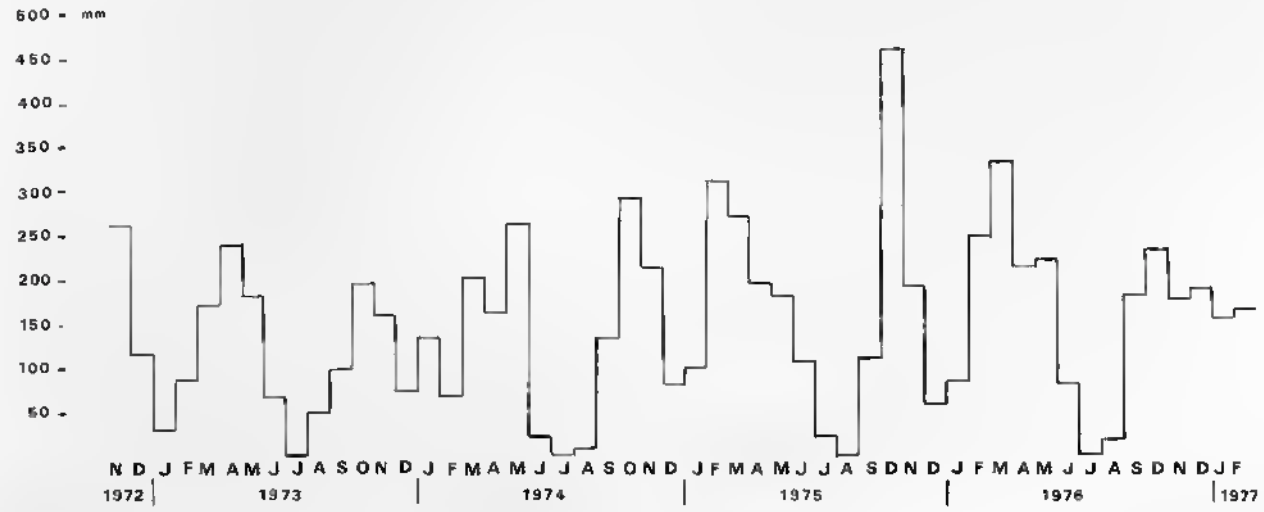


Fig. 2. — Régime pluviométrique au plateau de M'Passa pendant la période d'étude.

Source : MNHN, Paris

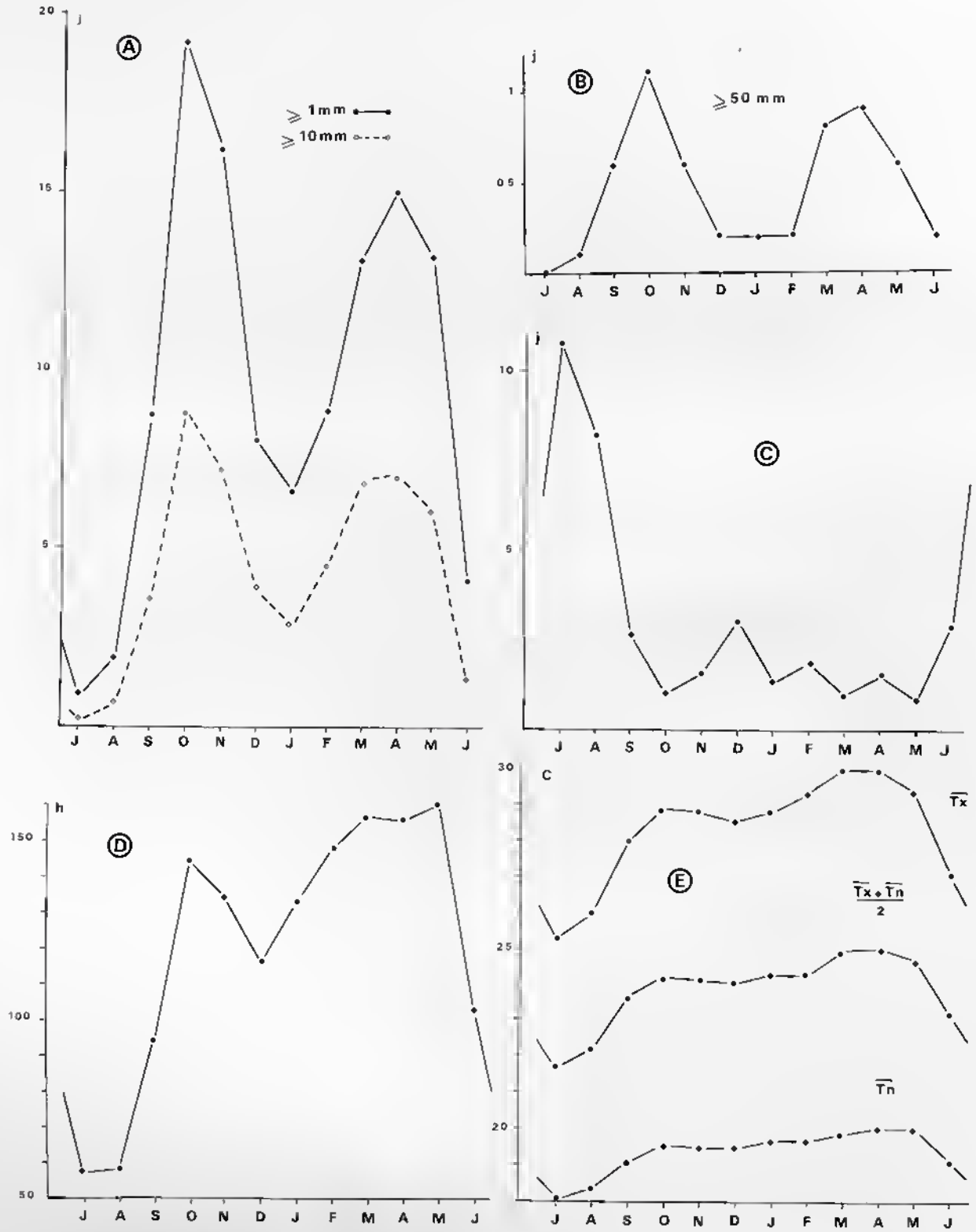


FIG. 3. — A . nombre moyen de jours de pluies de plus de 1 mm ou de 10 mm B : nombre moyen de jours de pluies de plus de 50 mm. C : nombre moyen de jours d'insolation nulle. D. Durée moyenne mensuelle (en heures) de l'insolation. E : moyenne des températures mensuelles · minimales ($\overline{Tn}$), maximales ($\overline{Tx}$). Données de Makokou, 1951-1970 (températures, 1953-1970).

Source : MNHN, Paris

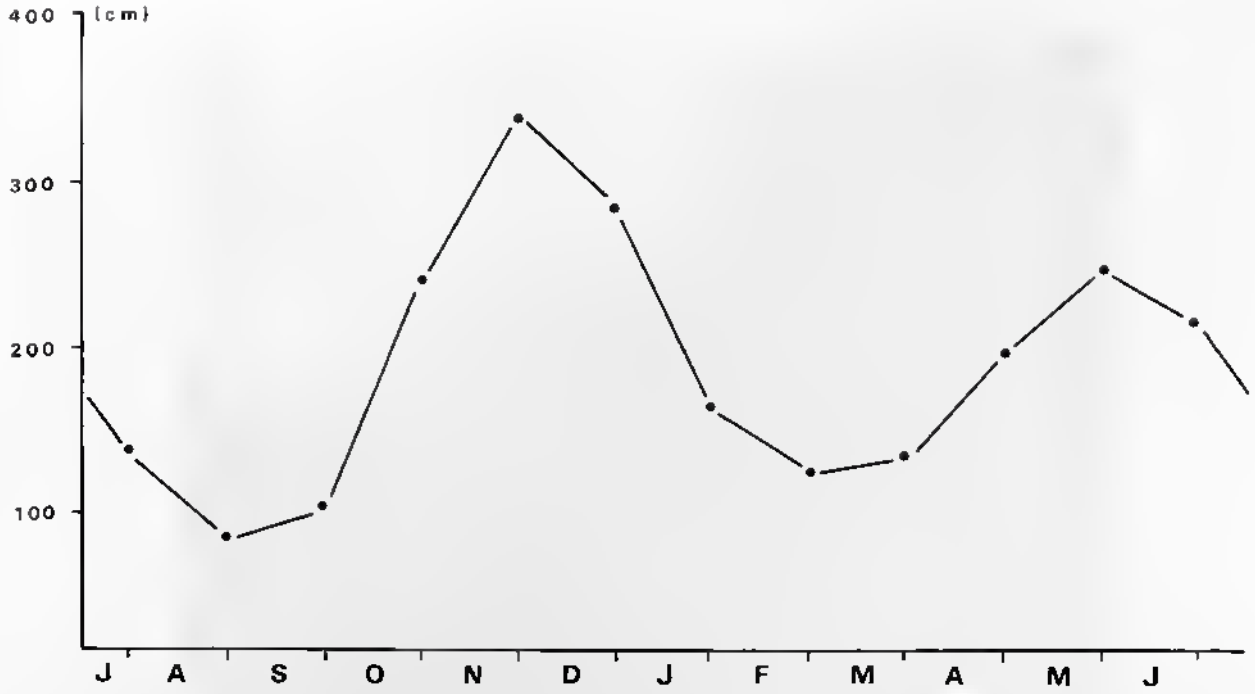


FIG. 4. — Variation de la hauteur moyenne de l'Ivindo à Makokou (1958-1968).

températures et l'évaporation accusent une baisse trés nette. C'est l'hiver austral, relativement froid, á trés forte hygrométrie, au ciel couvert en permanence, au nombre moyen le plus fort de jours d'insolation nulle, donc á la luminosité la plus faible en sous-bois forestier, aux brouillards particuliérement denses qui se prolongent tard dans la matinée. C'est également á cette saison que s'observe le minimum de la production végétale dans son ensemble (Hladik 1978).

Ces données météorologiques concernent des moyennes établies á partir de relevés effectués dans des stations (sous abri pour les températures et l'humidité relative) en milieu ouvert. Aussi est-il bon de rappeler qu'il existe de notables différences entre la forêt et les clairiéres et dans la forêt elle-même. Ainsi, les courbes thermiques journaliéres montent du lever du jour jusqu'á 15 h mais atteignent un maximum nettement plus élevé en clairiére que dans le sous-bois de la forêt oú, par contre, la baisse de température dans l'aprés-midi et pendant la nuit est beaucoup plus lente et réguliére. Les courbes hygrométriques suivent la même évolution diurne que celles des températures mais en sens contraire (Cruiziat 1966). En forêt, il existe des gradients verticaux thermiques, pluviométriques, hygrométriques, d'agitation de l'air et de luminosité qui vont (sauf l'humidité relative) décroissant de la voûte au sol. Ces gradients portent non seulement sur les valeurs moyennes mais aussi sur le degré de variabilité des divers paramétres. Le profil de ces gradients se modifie aux divers niveaux de la végétation selon l'heure du jour et selon la saison (cf. Cachan et Duval 1963). Ainsi, un complexe climatique donné n'est-il pas caractéristique d'un niveau déterminé mais évolue verticalement suivant la saison, ce qui, selon Cachan (1963) détermine des mouvements saisonniers verticaux, au moins chez certains insectes. Ces gradients microclimatiques interviennent également dans la transmission des sons et exercent des contraintes physiques sur les systémes de communication acoustique animale (cf. Henwood et Fabrik 1979, Marten et Marler 1977, Marten *et al.* 1977, Wiley et Richards 1978).

En relation directe avec le régime pluvial est la variation du niveau des eaux qui, selon les saisons, conditionnera l'asséchement des bras morts des riviéres et des embouchures de marigots, l'exondation des rochers, de la végétation des berges et autres zones immergées lors des crues, bref qui contrôlera la disponibilité de certains biotopes pour les espéces liées au bord de l'eau comme *Muscicapa cassini* et *Fraseria cinerascens*. La fig. 4 rend compte des variations saisonniéres de la hauteur moyenne de l'Ivindo à Makokou.

Rappelons que cette région étant sous l'équateur, la durée du jour y est sensiblement constante et, à quelques minutes prés, égale á celle de la nuit. La variation annuelle de la photopériode est trés faible. Seules les heures de lever et de coucher du soleil subissent des décalages au cours de l'année : au maximum une demi-heure d'avance en novembre par rapport á février.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I. — Forêt primaire de montagne (Bélinga). Photos A. R. DEVEZ, C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

Le milieu forestier

D'une altitude faible en moyenne (300-350 mètres, avoisinant les 1 000 m sur certains sommets à Bengoué et à Bélinga), la région est un socle ancien, érodé par un dense réseau hydrographique constitué par une multitude de marigots que collectent des rivières secondaires qui se jettent elles-mêmes dans l'Ivindo, affluent de l'Ogooué. Le profil orographique revêt donc l'aspect d'une monotone succession de petits vallonnements recouverts d'un manteau forestier hygrophile sempervirent, très uniforme dans l'ensemble, puisque la pénétration humaine, génératrice de défrichements, reste localisée aux bordures des grosses rivières et des routes dont le réseau demeure peu développé.

Il est fréquent, pour ne pas dire coutume, d'opposer la forêt primaire, originelle, à la forêt secondaire, regroupant tous les divers stades évolutifs consécutifs à une exploitation par l'homme. En fait, il serait plus juste, comme le souligne Caballé (1979) de parler de forêts respectivement naturelles ou remaniées. Toutefois, pour des raisons de commodité, nous conservons ces termes de primaire et de secondaire.

1) Forêt primaire

La forêt gabonaise est de type dense, humide et sempervirent, de basse et moyenne altitude et s'apparente à celle du Congo. Dans la région qui nous intéresse, elle s'inscrit au plan floristique dans le groupe des formations ligneuses à *Scyphocephalium ochocoa* et *Pycnanthus angolensis* et de type à *Pentaclethra eetveldena, Celtis* spp., *Gilletiodendron pierreanum* et *Gilbertiodendron dewerei* qui couvre les plateaux du nord-est du Gabon (Caballé 1978, 1979). Nous ne nous aventurerons pas dans des considérations sur la structure et la dynamique forestière qui intéressent davantage les botanistes et seraient mieux exposées par eux (cf. Caballé 1979, 1984, Hladik 1978, 1982). Nous nous bornerons à insister sur la grande hétérogénéité de la forêt primaire qui apparaît comme une mosaïque tridimentionnelle de microbiotopes. La stratification est très floue si même elle existe. Les grands émergents, espacés, atteignent des hauteurs de 45 m et plus, irrégularités dans une voûte plus ou moins continue entre 20 et 30 m qui elle-même domine l'étage arbustif et clairsemé du sous-bois, lequel peut être très clair dans les forêts de type cathédrale, ou présenter des niveaux, très fluctuants, de végétations dense. L'étagement des arbres est, en outre, plus ou moins masqué par les lianes qui constituent fréquemment de larges rideaux de feuillages très serrés, descendant jusqu'au sol dans les chablis. Ces derniers jouent un rôle fondamental de plus en plus reconnu dans la dynamique forestière et les lianes dans les processus de cicatrisation.

2) Formations secondaires

Les pratiques agricoles traditionnelles gabonaises, essentiellement autarciques, s'effectuent selon le système itinérant sur brûlis qui n'est pas propre à ce pays puisqu'on le retrouve ailleurs sous les mêmes latitudes, par exemple en Amazonie. Les zones cultivées posent de sérieux problèmes quant à leur entretien sous ce climat où la croissance de la végétation est très rapide, aussi sont-elles situées à proximité plus ou moins immédiate des lieux d'habitation, donc des voies de pénétration, donc des routes et des cours d'eau majeurs.

Pour la culture, de petites zones sont défrichées à la hache (généralement des parcelles de 4 à 6 ha) mais sur lesquelles sont épargnés les arbres de gros diamètre, soit parce qu'ils fournissent des fruits comestibles (par ex. *Irvingia gabonensis* ou *Coula edulis*), soit parce qu'ils sont trop difficiles à abattre. Le feu est ensuite mis dans ces abattis pendant les saisons sèches. Les cultures traditionnelles concernent l'Arachide, l'Igname, le Taro, la Patate douce (formations de type herbacé) et surtout le Manioc et le Bananier (formations de type buissonnant). Les cacaoyères (formations de type arbustif) sont également très fréquentes mais, comme les plantations de café, conservent davantage de grands arbres et arbustes sus-jacents notamment des Mimosacées au feuillage clair qui fournissent une ombre diffuse. Les parcelles portent souvent plusieurs plantes cultivées en association et en rotation. Ces zones cultivées le sont pendant quelques années, en alternance avec des périodes de mise en jachère puis sont abandonnées. Les sols étant relativement pauvres et rapidement épuisés, les agriculteurs doivent donc aller procéder plus

Source : MNHN, Paris

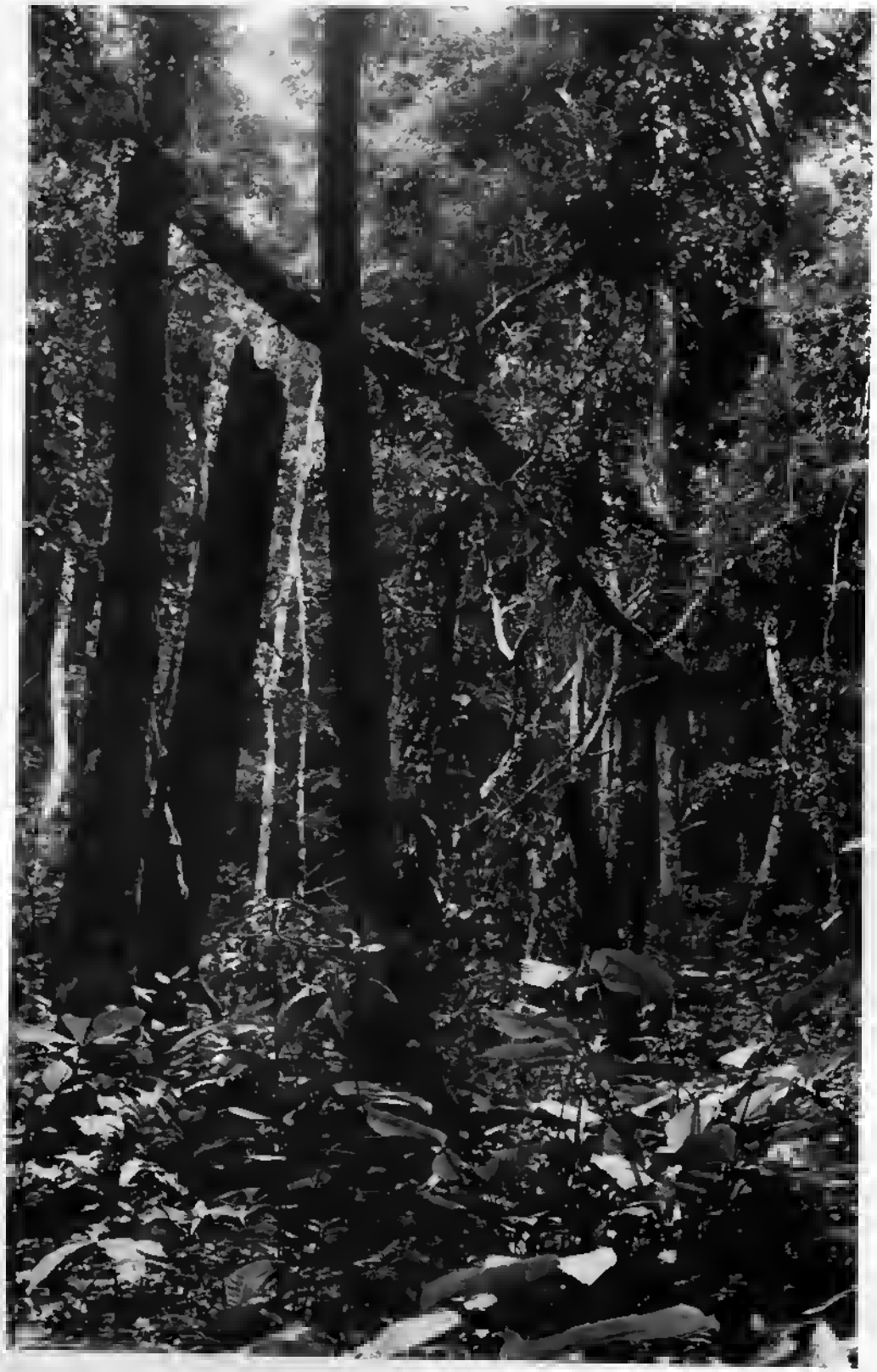


PLANCHE II. — Chablis en forêt primaire . biotope classique de *Muscicapa sethsmithi* Photo A. R. DEVEZ, C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III — En haut : sous-bois en forêt primaire, biotope de *Diaphorophyia concreta* (strates basses), de *D. castanea* et *Terpsiphone batesi* (strates moyennes), de *Myioparus griseigularis*, *D. tonsa* et *Erythrocercus mccalli* (strates supérieures). En bas : sous-bois clair en forêt primaire où *Muscicapa sethsmithi* occupe les strates inférieures, *M. olivascens* se tenant dans la voûte ; biotope de *Stizorhina fraseri*. Photos A. R. DEVEZ, C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV. — Bordures de défrichements. En haut : habitat d'*Artomyias fuliginosa* et *Hyliota violacea*. En bas : peuplements de *Solanum* et jeunes Parasoliers, habitat de *Terpsiphone viridis* et *Diaphorophyia chalybea*. Photos A. R. DEVEZ, C N R S

Source : MNHN, Paris

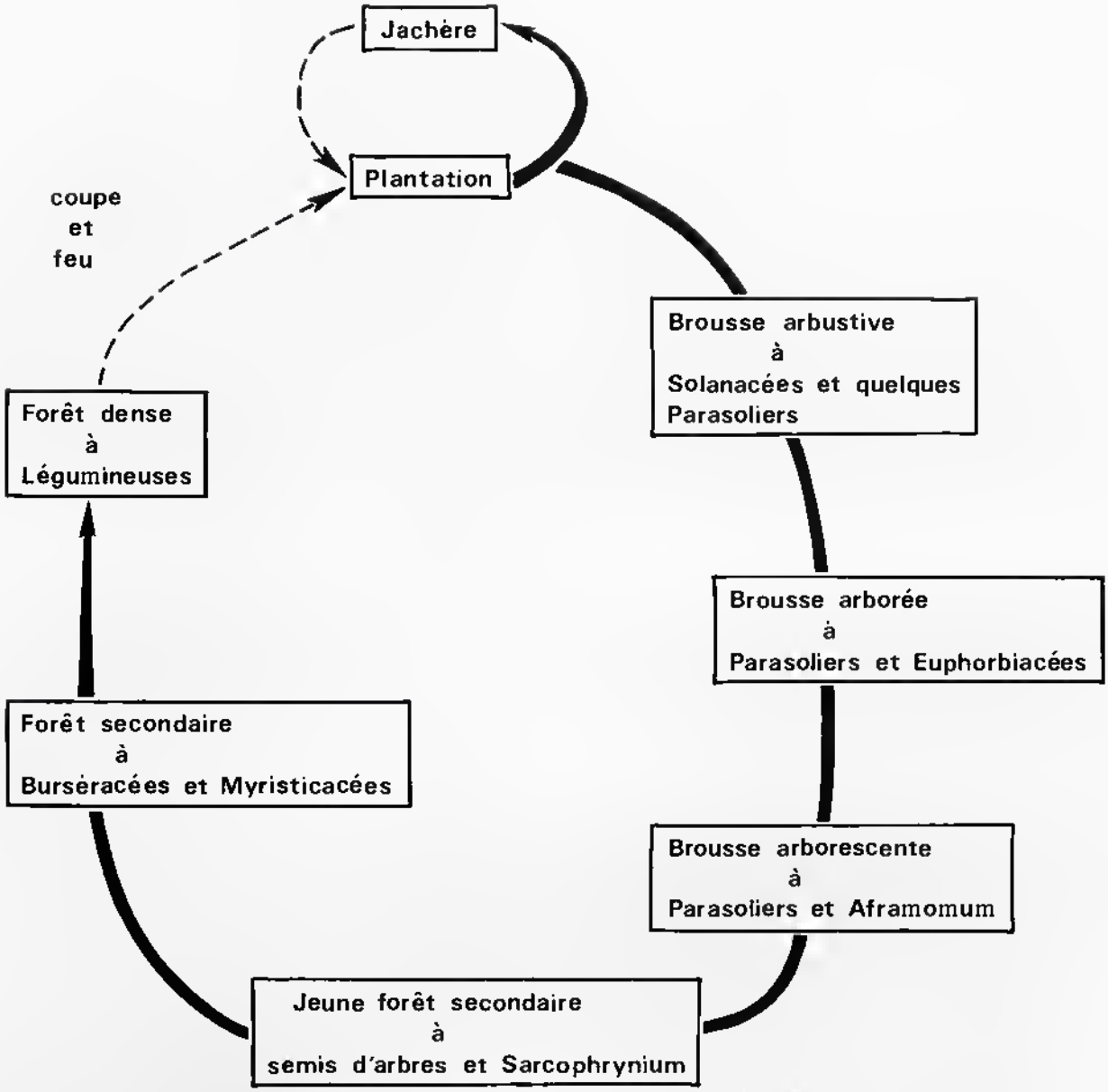


FIG. 5. — Cycle d'évolutiou des formations secondaires (d'après Caballé, 1979). flèches en trait épais : évolution progressive naturelle ; flèches en trait discontinu : évolution régressive artificielle

loin à d'autres défrichages. Les terrains en friche évolueront vers la forêt si l'homme n'intervient plus ; la fig. 5 schématise les étapes du cycle de reconstruction.

Les formations secondaires constituent donc une mosaïque de biotopes temporaires à évolution rapide au début mais se ralentissant progressivement à partir de la jeune forêt secondaire. Cette forte variabilité spatio-temporelle s'oppose à la relative stabilité de la grande forêt d'où la très nette dichotomie qui s'instaure dans les communautés d'oiseaux pour l'occupation des macrohabitats : à chacun de ceux-ci correspond un peuplement avien différent.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MORPHOLOGIE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Avant d'examiner comment les diverses espèces se partagent les ressources du milieu, il est nécessaire de montrer comment elles se situent les unes par rapport aux autres au plan morphologique.

La morphologie est en effet très souvent utilisée en écologie moderne pour appuyer certaines affirmations théoriques (cf. Begon et Mortimer 1981, Blondel 1979, Cody et Diamond 1975, Hutchinson 1978, Pianka 1983) sur le rôle de la compétition interspécifique et/ou intraspécifique dans la structuration des peuplements, sur la convergence entre des peuplements soumis à des bioclimats homologues ou entre les membres d'une même guilde ou d'un même peuplement, ou encore sur la niche, par exemple en concrétisant la dimension trophique de celle-ci par certaines variables corporelles (poids, forme du bec, proportions des pattes...).

Actuellement se développe d'ailleurs une nouvelle discipline : l'écomorphologie qui cherche à déterminer la signification adaptative des caractères morphologiques en essayant de comprendre les relations qui existent entre la variation morphologique des individus, des populations, des espèces et des taxons d'ordre supérieur, et la variation de leur écologie (cf. Bock 1977, James 1982, Leisler et Winkler 1985).

Présentation des espèces

Trente gobe-mouches, en suivant le découpage en familles de Mackworth-Praed et Grant (1973), ont été inventoriés dans le N.-E. du Gabon (Brosset et Erard 1977, 1986). Treize sont des Muscicapinés, dix des Platysteirinés et sept des Monarchinés. Nous pensons cet inventaire complet. Nous avons recherché en vain : *Ficedula hypoleuca*, migrateur paléarctique que nous avons vu sur la côte à Libreville, *Batis minor* qui existe dans les savanes de Booué, dans le bassin de l'Ogooué et dans le Sud du Gabon, tout comme *Chloropeta natalensis*. N'ont pas non plus été trouvés : *Hyliota flavigaster*, *Batis minulla* et *Pedilorhynchus tessmanni* que l'on pourrait s'attendre à rencontrer au Gabon.

Nous n'entrerons pas dans le détail de la répartition géographique de ces espèces, nous renvoyons aux cartes de l'atlas de Hall et Moreau (1970) et à celles qui seront publiées dans le « Birds of Africa » en cours de parution. Nous préciserons seulement qu'elles se rencontrent toutes dans les deux blocs forestiers africains, sauf *Muscicapa sethsmithi, Artomyias fuliginosa, Stizorhina fraseri, Batis minima, Diaphorophyia tonsa* et *Terpsiphone batesi* qui n'habitent que le bloc congolais. *D. chalybea* pourrait être ajouté s'il se révèle une espèce distincte de *D. blissetti*.

Nous donnons ci-dessous la liste — illustrée — de ces espèces en les décrivant. À notre avis, les ouvrages classiques ne rendent pas suffisamment bien compte des caractères propres à ces espèces, dont beaucoup se ressemblent. Nous précisons par le texte et le dessin les particularités morphologiques utilisées dans la communication visuelle et qui portent des marques de reconnaissance spécifique, sexuelle, d'âge ou individuelle (Erard, à paraître), ainsi que celles qui constituent des caractères de terrain à l'usage des ornithologistes pour identifier les espèces très ressemblantes, voire jumelles.

Muscicapa s. striata Pallas
(fig. 6)

Les sexes sont morphologiquement identiques. L'ensemble est celui d'un oiseau brun grisâtre, rayé de blanchâtre et de brun-noir au front et sur la calotte (dont les plumes sont souvent tenues légèrement relevées, d'où l'apparence d'une légère huppe sur l'oiseau vivant). Les parties inférieures, blanchâtres, contrastent avec les supérieures. Des stries longitudinales brunes aux côtés du cou, à la poitrine et aux flancs, encadrent la gorge blanche. Les lisérés blanchâtres des rémiges secondaires et grandes couvertures alaires disparaissent avec l'abrasion du plumage.

Muscicapa cassini Heine
(fig. 6)

Mâle et femelle ont les parties supérieures uniformément gris cendré (plus bleuté chez le mâle, plus brunâtre chez la femelle), les ailes et les rectrices brun-noir, les parties inférieures blanches traversées par une large bande pectorale gris cendré qui met en évidence la plage blanche de la gorge au

Source : MNHN, Paris

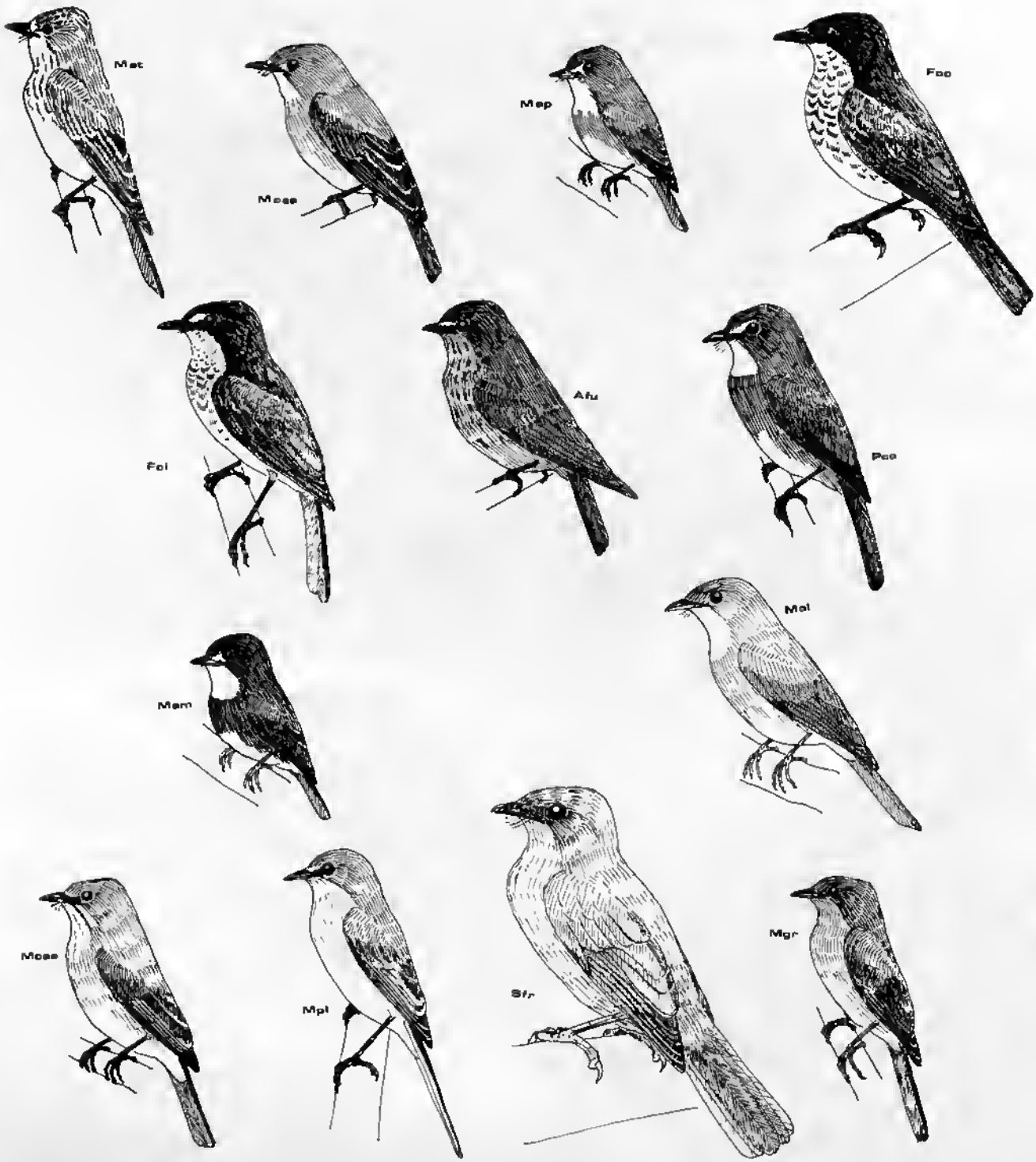


FIG. 6. — Les Muscicapidés du N.-E. du Gabon : Mst = *Muscicapa striata*, Mcas = *M. cassini*, Msm = *M. sethsmithi*, Mep = *M. epulata*, Mol = *M. olivascens*, Mcae = *M. caerulescens*, Mgr = *Myioparus griseigularis*, Mpl = *M. plumbeus*, Pco = *Pedilorhynchus comitatus*, Afu = *Artomyias fuliginosa*, Sfr = *Stizorhina fraseri*, Foc = *Fraseria ocreata*, Fci = *F. cinerascens*.

Source : MNHN, Paris

contour irrégulier : des stries obsolétes marquent le haut de la poitrine. Un étroit liséré supraloral blanc est toutefois plus visible chez le mâle que chez la femelle. Le bec est noir, plus clair á la mandibule inférieure, les pattes brun noirâtre. Typiquement *Muscicapa*, le jeune est brun, trés densément tacheté d'ocre clair, ourlé de de brun-noir, aux parties supérieures, aux couvertures alaires, à la poitrine, aux flancs et à l'extrémité des rectrices. La couleur de fond des parties supérieures est plus blanche, lavée de fauve, mais trés marquée de lisérés brun-noir. Les immatures (oiseaux ayant effectué leur mue juvéno-annuelle) ressemblent aux adultes mais ont conservé les ailes et les rectrices du plumage juvénile.

Muscicapa sethsmithi (van Someren)
(fig. 6)

Chez les adultes, l'ensemble est gris ardoisé, bleuté chez les mâles, brunâtre chez la femelle, où tranchent les lores, la gorge, au tracé particuliérement net et le ventre blancs. Les ailes et la queue sont brun-noir. Les pattes jaune vif (qui ont valu à ce gobe mouche d'être baptisé *flavipes* par Bates qui le décrivit en premier mais qui, malheureusement, utilisa un nom qui désignait déjá une autre espéce) la mandibule inférieure jaune paille, tout comme l'intérieur du bec, constituent des caractéres trés distinctifs.

Le jeune est typiquement celui d'un gobe-mouche : brun-clair trés tacheté de créme, ces marques demeurant en lisérés aux plumes des ailes aprés la mue juvénile.

Muscicapa epulata (Cassin)
(fig. 6)

Jumeau du précédent, ce petit gobe-mouche fut longtemps confondu avec lui : il s'en différencie par son plumage d'un gris plus brunâtre, la bavette blanche moins bien délimitée du ventre par une bande pectorale aux contours trés irréguliers et par ses pattes noires. Le bec fermé paraît aussi bien moins jaune du fait que cette couleur n'apparaît qu'á la moitié basale de la mandibule inférieure. Mâle et femelle sont pratiquement identiques, le premier paraissant plus bleuté que l'autre. Les jeunes sont trés semblables á ceux de l'espéce précédente, leur plumage est toutefois d'un brun plus foncé et leurs pattes sont sombres, non pas claires.

Muscicapa olivascens (Cassin)
(fig. 6)

Les sexes sont semblables. La coloration générale est brun olive plus pâle, aux parties inférieures blanches, traversées par une large bande pectorale d'une teinte plus pâle que celle du dos et qui s'étend également sur les flancs, mettant ainsi en évidence une bavette blanche bien délimitée, au contour régulier. Comme autres marques distinctives, mentionnons les lores blancs, les pattes jaunâtres et le bec bicolore dont la mandibule inférieure jaune paille contraste fortement avec la supérieure brun-noir.

Le jeune porte un plumage brun trés tacheté de créme et brun foncé, les lisérés clairs subsistant, comme chez les autres *Muscicapa*, aux ailes aprés la mue juvénile.

Muscicapa caerulescens brevicauda O.-Grant
(fig. 6)

Les adultes ressemblent beaucoup á *M. cassini* mais le gris est plus brunâtre. La plage gulaire est nettement moins blanche et délimitée et l'œil entouré d'un étroit mais trés visible cerne blanc qui, avec le trait supraloral qui le prolonge, fait ressortir les lores noirs. Le bec est brun-noir, avec la mandibule inférieure presque entiérement corne. À signaler une « moustache » blanche soulignée d'un trait noirâtre et des lisérés blancs, trés nets, aux rémiges secondaires. Le contraste des ailes et de la queue sombres avec le reste du plumage existe certes mais il est beaucoup moins marqué que chez *cassini*. Mâle et femelle ne se distinguent guére que par la coloration plus nettement brunâtre, moins grise, de la seconde par rapport au premier.

Le plumage juvénile est typiquement celui d'un *Muscicapa* par son pattern de coloration : dense tachetis créme, ourlé de brun-noir á la tête, aux parties supérieures et aux couvertures alaires ; les parties inférieures sont blanches, lavées de fauve, trés densément barrées et tachetées de brun-noir. Les rémiges et les rectrices ressemblent á celles de l'adulte mais avec de larges lisérés brunâtres.

Myioparus griseigularis (Jackson)
(fig. 6)

L'aspect général est celui d'un petit oiseau gris foncé sans marques distinctives. Les adultes ont les parties supérieures uniformément gris ardoise foncé

Source : MNHN, Paris

(avec une nuance plus bleutée chez le mâle), les ailes et les rectrices brun-noir, le dessous du corps gris ardoise clair, laissant toutefois le centre de l'abdomen, le bas-ventre et les sous-caudales blancs. Le bec est noir, á mandibule inférieure corne. Le jeune, comme celui des *Muscicapa*, est trés tacheté d'ocre.

Myioparus p. plumbeus (Hartlaub)
(fig. 6)

Les adultes ont tout le dessus du corps gris cendré (plus sombre et plus bleuté chez le mâle), un trait supraloral et un cercle orbitaire blancs, les lores noirs, le dessous du corps gris clair virant au blanc á l'abdomen et aux sous-caudales. Les ailes sont brun-noir, avec de larges lisérés blancs aux grandes couvertures et aux rémiges secondaires. La queue est noire mais la rectrice la plus externe est entiérement blanche, la suivante montre beaucoup de blanc á son extrémité et la troisième n'en présente qu'une tache apicale. Le bec est noir avec la mandibule inférieure très marquée de corne. La livrée juvénile, tachetée (cf. Vaurie 1957), est de type *Muscicapa* mais elle est rapidement remplacée par un plumage immature uni où les parties grises de l'adulte sont remplacées par du brun gris ou de l'ocre grisâtre, les marques juvéniles ne subsistant plus qu'aux ailes.

Pedilorhynchus comitatus (Cassin)
(fig. 6)

Le dimorphisme sexuel est trés faible, le mâle n'étant que légérement plus foncé et plus ardoisé que la femelle qui paraît plus brune. La coloration générale est gris ardoise foncé. Le bec, trapu, et les pattes sont noirâtres. Sont particuliérement mises en évidence les zones blanches : cercle orbitaire qui se prolonge sur les lores, large plage gulaire au contour régulier et ventre lavé de fauve grisâtre. Cet oiseau rappelle *M. caeşulescens* mais il est bien plus sombre, a une bavette blanche beaucoup plus nette et n'a pas de lisérés clairs aux ailes.

Caractére remarquable, les jeunes de cette espéce ne sont pas tachetés, leur coloration est celle des adultes.

Artomyias fuliginosa Verreaux
(fig. 6)

Mâle et femelle sont identiques : tous deux ont les parties supérieures, les ailes et la queue brun foncé et le dessous du corps brun rousâtre pâle trés densément marqué par d'indistinctes rayures brun-noir. L'oiseau paraît donc uniformément trés sombre de loin ; les rayures ventrales et le trait blanchâtre supraloral ne sont visibles qu'á trés courte distance. Les lisérés clairs des plumes, particuliérement nets quand l'oiseau vient de muer, disparaissent rapidement par abrasion, les jeunes ont les plumes des parties supérieures, des ailes et de la queue lisérées apicalement de blanc créme.

Stizorhina f. fraseri (Strickland)
(fig. 6)

Il est caractérisé par une coloration générale rouille : plus olivâtre sur les parties supérieures, sauf au croupion, et plus orangée de la poitrine au bas-ventre, la gorge étant claire. Les trois paires de rectrices externes sont en grande partie rouille orangé clair (l'étendue de cette teinte diminuant de la paire externe á la paire interne) et contrastent fortement avec les autres couleur sépia. De larges plages rouille orangé clair existent á la base des rémiges secondaires et á celle du vexille interne des rémiges primaires : invisibles sur l'oiseau au repos, elles apparaissent nettement en vol sous la forme d'une large bande claire sur l'aile déployée.

Il n'existe pas de dimorphisme sexuel dans la coloration et le plumage juvénile ressemble á celui de l'adulte mais en plus foncé, plus fuligineux, á la tête et sur le dos.

Les teintes et le pattern de coloration de cet oiseau sont quasi identiques á ceux de *Neocossyphus rufus*, turdiné sympatrique.

Fraseria o. ocreata (Strickland)
(fig. 6)

L'aspect général est celui d'un oiseau bicolore : les parties supérieures, le dessus et les côtés de la tête gris anthracite contrastent avec le dessous du corps blanc, densément mais finement barré de noirâtre á la gorge, la poitrine et aux flancs. En fait, la tête est presque noire, surtout chez le mâle. Les barres des parties inférieures sont fines et serrées á la gorge mais s'épaississent en lunules coalescentes á la poitrine qui prend ainsi un aspect écailleux.

Le jeune est lui aussi bicolore : brun fuligineux dessus, blanc dessous. Il est toutefois tacheté de brun roux sur le vertex, le dos et les couvertures alaires et présente de fines barres sombres irréguliéres á la poitrine.

Source : MNHN, Paris

Fraseria cinerascens Hartlaub
(fig. 6)

Cette espéce ressemble beaucoup á la précédente par son pattern de coloration. Le dessus et les côtés de la tête et du cou sont gris anthracite plus foncé au front, lores et joues qui sont noirs chez le mâle. Cette teinte se prolonge, en plus ardoisé, sur toutes les parties supérieures, y compris les ailes et la queue. Le dessous du corps est blanc créme trés densément marqué de croissants gris foncé, plus noirs et plus coalescents chez le mâle. Ces lunules sont beaucoup plus serrées que chez *ocreata* de sorte que si l'aspect squameux est tout de même apparent, les « écailles » ont des contours moins nets et plus irréguliers. Trés caractéristiques sont les taches supralorales, blanches et contractiles.

Le plumage juvénile est bien différent de celui d'*ocreata*. Le jeune *cinerascens* est en effet fort semblable á celui des *Muscicapa* : oiseau brun clair trés tacheté d'ocre et de noirâtre.

Hyliota v. violacea Verreaux
(fig. 7)

Le dimorphisme sexuel est trés accusé. Les deux sexes présentent le dessus et les côtés de la tête et du cou, le dos, les ailes et la queue d'un beau noir métallisé, avec des reflets bleu violacé, plus violet chez le mâle, plus bleu chez la femelle. Un autre caractére spécifique est la présence d'une petite plage blanche á l'extrémité des grandes couvertures alaires internes, bien visible sur l'aile fermée mais d'une étendue variable individuellement. La différence entre le mâle et la femelle porte sur la coloration du dessous du corps : entiérement blanc créme, lavé de fauve chez le premier, mais roux clair, sauf le bas-ventre et les sous-caudales, chez la seconde. Une autre différence concerne les plumes du croupion, longues et soyeuses, qui ont la base blanche chez le mâle, grise chez la femelle. Tout se passe donc comme si le mâle avait un croupion blanc masqué par de larges lisérés noir métallisé.

L'immature a le dessus du corps brun-noir fuligineux, á peine métallisé bleu aux ailes qui n'ont pas de blanc aux couvertures. Le dessous est crème, nettement plus ocré á la gorge et á la poitrine.

Megabyas f. flammulatus Verreaux
(fig. 7)

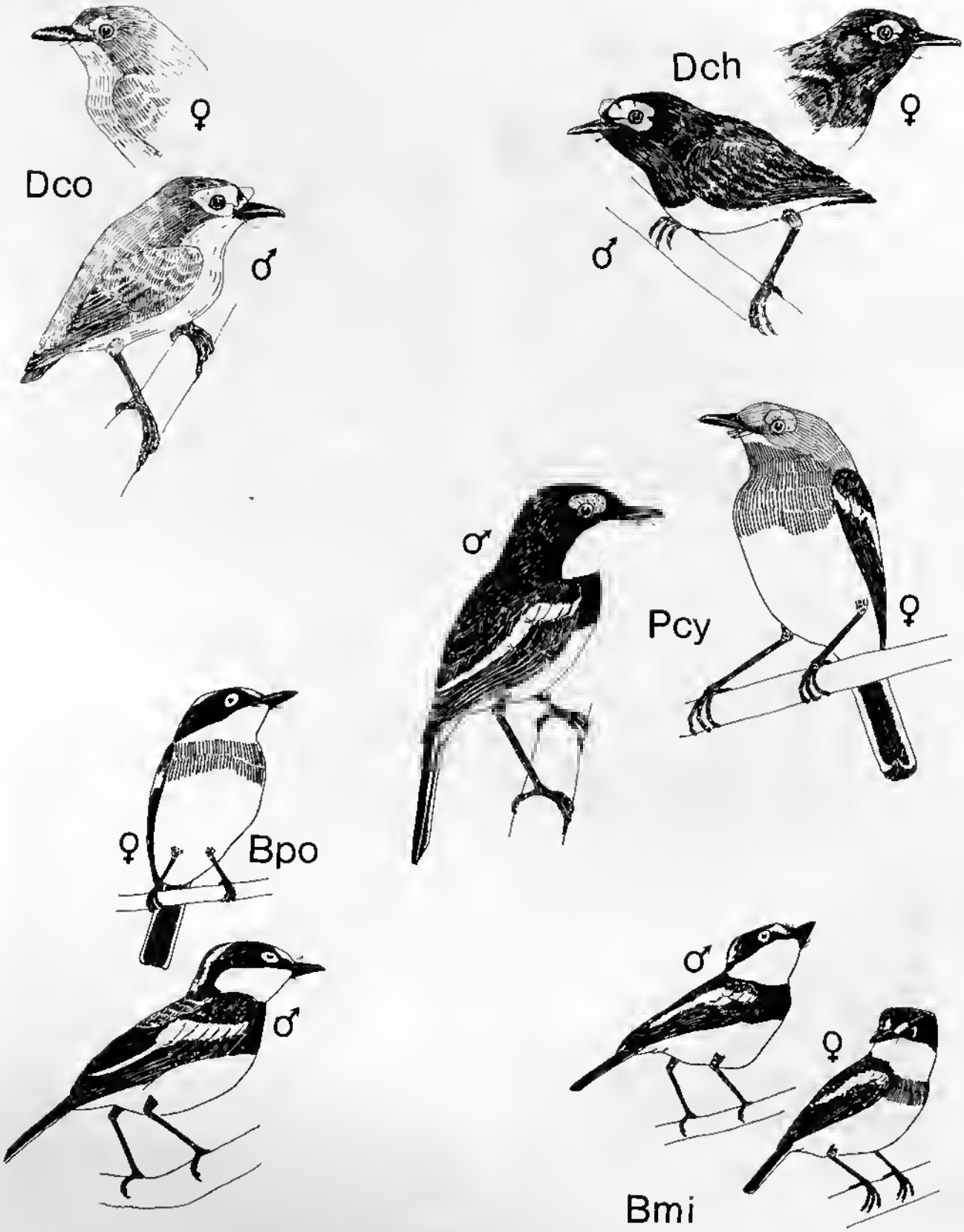
Le dimorphisme sexuel est trés grand dans la coloration. Le mâle a les ailes, la queue et tout le dessus du corps (sauf le croupion et les sous-caudales blancs) noir á reflets vert métallique. Les parties inférieures sont uniformément blanc pur. La femelle a les ailes (sauf les rémiges brun foncé), le dos et la queue brun-roux virant au brun-gris sur le haut du manteau et le dessus de la tête. Ses parties inférieures sont blanches mais les plumes de la gorge, de la poitrine, des flancs et du haut du ventre sont largement ourlées latéralement de brun-gris, l'ensemble donnant l'impression d'un trés dense réseau squameux, voire d'une longue striation irréguliére. La livrée juvénile (ou du moins immature) est semblable á celle de la femelle, en plus terne.

Le mâle ressemble beaucoup á celui de deux pies-griéches locales : *Dryoscopus (affinis) senegalensis* qui habite les milieux secondaires, et *Chaunonotus sabini* de la forêt primaire, qui ont l'iris rouge non pas brun olive.

Bias m. musicus (Vieillot)
(fig. 7)

L'espéce présente un fort dimorphisme sexuel. Le mâle a toute la tête, jusque sur le haut de la poitrine, les lisérés des flancs, les parties supérieures, les ailes et les rectrices, noir, brillant, á reflets bleu acier. La poitrine, le ventre et les sous-caudales sont blanc pur. Les plumes du croupion présentent de larges taches blanches subapicales, invisibles lorsque le plumage est maintenu serré. Les rémiges primaires ont le tiers basal blanc pur, caractére visible sur l'aile fermée mais particuliérement apparent en barre alaire quand l'oiseau vole. La femelle a les ailes, le dos et les rectrices brun-roux, virant au brun noirâtre aux joues et sur le vertex. Ses parties inférieures sont entiérement blanches, lavées de roussâtre á la poitrine et aux flancs. Les deux sexes possédent une huppe, plus développée chez le mâle, et les yeux jaune d'or. Le jeune est semblable á la femelle, en plus terne, avec des stries claires éparses sur le vertex et le haut du manteau et des petites taches créme á l'apex des petites et moyennes couvertures alaires. Ce plumage est rapidement mué en un autre typiquement féminin.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

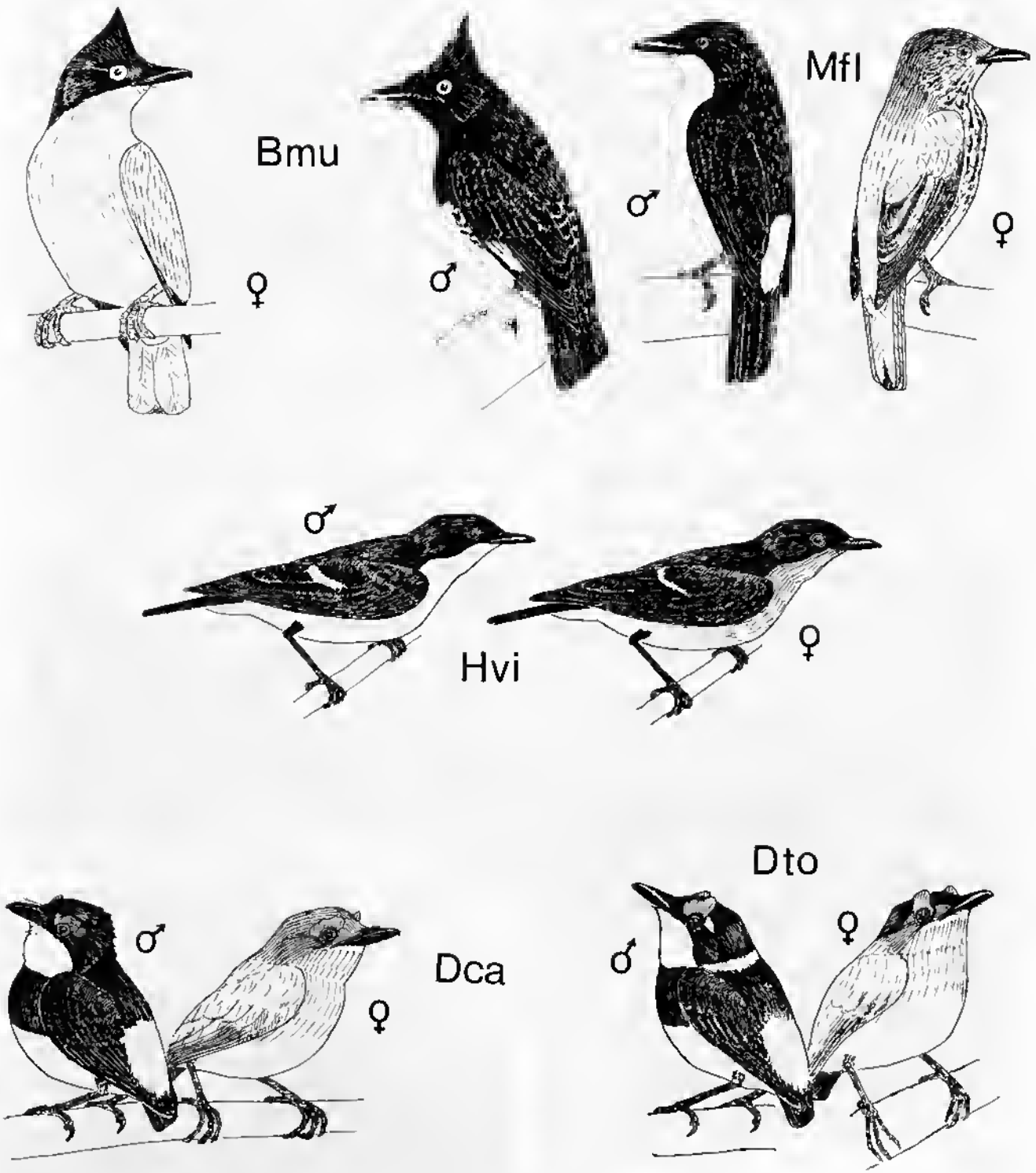


FIG. 7. — Les Platysteirinés du N.-E. du Gabon · Hvi = *Hylıota violacea*, Mfl = *Megabyas flammulatus*, Bmu = *Bias musicus*, Bmi = *Batis minima*, Bpo = *B. poensis*, Pcy = *Platysteira cyanea*, Dca = *Diaphorophyia castanea*, Dto = *D. tonsa*, Dch = *D. blissetti chalybea*, Dco = *D. concreta*.

Source : MNHN, Paris

Batis minima (Verreaux)
(fig. 7)

Le dimorphisme sexuel n'est vraiment marqué qu'au niveau de la bande pectorale : d'un noir profond chez le mâle, gris cendré chez la femelle. Le front et les côtés de la tête noirs soulignent les taches blanches supralorales et l'œil jaune d'or. L'arrière du vertex est gris cendré, encadré par les bandeaux supraotiques discontinus et la nuque blancs. Le dos est gris-brun foncé, madré de noir chez le mâle, et laisse apparaître les macules blanches subapicales des plumes du croupion, longues et soyeuses. Les ailes sont noires marquées de larges lisérés blancs aux moyennes et grandes (internes) couvertures et aux rémiges secondaires internes. Les rectrices sont noires ; celles de la paire latérale portent une frange blanche à leur vexille externe. Le dessous du corps est blanc, traversé par la bande pectorale sombre.

Le plumage juvénile est inconnu. D'après un spécimen en mue, il semblerait qu'il soit du type *Batis* habituel, c'est-à-dire réminiscent des adultes mais avec beaucoup moins de blanc — remplacé par de l'ocre — aux ailes, de fines mouchetures blanchâtres sur la tête, le dos et les couvertures alaires et une barre pectorale indistincte. L'immature ressemble à la femelle mais s'en distingue par la teinte ocrée des couvertures alaires, de la gorge et de la poitrine, de part et d'autre de la bande gris foncé.

Batis poensis Alexander
(fig. 7)

Cette espèce ressemble beaucoup à la précédente, en plus grand, mais rappelons que les représentants du genre *Batis* sont plutôt difficiles à séparer les uns des autres. Le mâle *poensis* ne se distingue de celui de *minima* que par sa calotte entièrement noire, ses bandeaux blancs supraotiques bien mieux marqués, sa bande pectorale plus large et son dos plus gris, laissant apparaître de gros ocelles blancs au croupion ; proportionnellement à la taille de l'aile, la barre blanche des rémiges secondaires internes est très étroite. La femelle est plus caractéristique avec sa bande pectorale marron, ses bandeaux céphaliques bien développés et son dos gris très marqué de blanc. Les immatures ont un plumage de type féminin, plus roussâtre aux ailes, à la poitrine et à la gorge. Le jeune possède un pattern de *Batis* classique.

Platysteira c. cyanea (Muller)
(fig. 7)

Le dimorphisme sexuel est important. Les deux sexes ont en commun : 1) une caroncule supraophtalmique rouge vif ; 2) le manteau gris foncé, noirâtre en son centre, virant au gris clair et blanchâtre aux plumes du croupion, longues et soyeuses ; 3) les ailes noires traversées par une barre blanche (extrémité des moyennes couvertures et bordure des rémiges secondaires internes) ; 4) les rectrices noires à reflets acier, la paire externe présentant un liséré blanc qui en couvre plus ou moins le vexille externe et déborde à l'extrémité de l'interne, les trois paires suivantes ont une petite tache apicale blanche. Le mâle a le dessus et les côtés de la tête noirs à reflets bleutés, tout comme la large bande pectorale qui traverse ses parties inférieures blanches. La femelle a le dessus et les côtés de la tête gris cendré ; dessous, le plastron marron vif, bordé de noir, de la gorge et du haut de la poitrine, contraste avec le blanc du menton, du trait sous les commissures du bec et du reste des parties inférieures.

Le plumage juvénile est gris foncé, lavé d'olive dessus et aux ailes, marqué de lisérés blanc ocré irrégulièrement distribués sur la tête, le haut du manteau et aux couvertures ; le dessous est blanc, lavé de fauve et de marron, notamment aux côtés du cou et à la poitrine. Les dessins alaires identiques à ceux des adultes, sont roussâtres, non pas blancs. À ce plumage fait suite une livrée immature où sont conservées les plumes de la queue et des ailes tandis que la manteau (lavé d'olive) et le dessus de la tête deviennent plus gris clair et que se dessine un plastron fort semblable à celui de la femelle mais beaucoup plus pâle au centre. Ni les jeunes ni les immatures n'ont de caroncules développées.

Diaphorophyia c. castanea (Fraser)
(fig. 7)

Le dimorphisme sexuel est important chez cette espèce, dont les deux sexes portent des caroncules supraophtalmiques gris violacé ; ces caroncules turgescentes peuvent augmenter considérablement de volume dans certaines circonstances et prendre alors une coloration rouge vif. Il existe un léger trait sourcilier blanc mais il est complètement masqué par les caroncules, contrairement à *D. tonsa* (voir espèce suivante).

Source : MNHN, Paris

Le mâle a toutes les parties supérieures noires, à reflets bleutés, sauf le croupion dont les longues plumes soyeuses sont blanches. Le dessous est blanc, traversé par une large bande pectorale noire. La femelle est marron à l'exception des rectrices noires, du dessous et des côtés de la tête gris foncé, du croupion gris clair, du trait mentonnier et inframandibulaire et du ventre blancs.

Le jeune est brun-gris foncé, plus sombre à la tête et à la bande pectorale irrégulière, madré de marron sur le dos et aux ailes. Ce plumage est progressivement remplacé par une livrée immature de type féminin, reconnaissable toutefois à la gorge plus claire et au plastron pectoral gris ocré, finement vermiculé de brun-gris foncé. Avec l'âge, ce plastron s'éclaircit encore et, ainsi que la gorge, est envahi de marron latéralement, tandis que s'estompent les vermiculures, en même temps que les parties supérieures deviennent plus nettement féminines, le dessus de la tête restant brun. Bien sûr ni le jeune, ni les immatures, sauf ceux de 2e année, n'ont de caroncules visibles.

Diaphorophyia tonsa Bates
(fig. 7)

Cette espèce est très semblable, en plus petit, à la précédente. Le mâle s'en distingue par les caroncules tronquées, s'étendant moins derrière l'œil, et qui laissent apparaître le trait blanc sourcilier. Le collier blanc est également diagnostique. La femelle est caractérisée par sa calotte noire que soulignent les lores blanchâtres et, en arrière de l'œil, la petite tache blanc roussâtre du trait sourcilier ; seules les parotiques sont gris cendré. Les plumages juvéniles et immatures sont très semblables à ceux de *castanea* et suivent la même évolution mais sont plus brun foncé, surtout à la tête et à la poitrine.

Diaphorophyia blissetti chalybea Reichenow
(fig. 7)

La race que l'on trouve au Gabon n'a pas les moustaches rousses des autres. Le dimorphisme sexuel ne porte que sur peu de caractères. Les adultes ont la tête, la poitrine, le dos, les ailes et la queue noir métallisé, à reflets vert bouteille très intenses chez le mâle, nettement atténués chez la femelle qui paraît plus terne. Ces zones sombres contrastent fortement avec le ventre jaune doré très pâle ; cette teinte disparaissant rapidement sur les spécimens de collection, les descriptions classiques mentionnent trop souvent, à tort, le ventre blanc chez cette espèce. Les plumes du croupion sont longues et soyeuses, et présentent beaucoup de blanc à leur base, quelques unes sont même entièrement blanches. La caractérisique de cette espèce, sur laquelle joue le dimorphisme sexuel, est le grand développement des caroncules périophtalmiques. Chez *Platysteira, D. castanea* et *D. tonsa*, ces caroncules entourent certes l'œil mais ne sont réellement développées qu'au-dessus de celui-ci ; par contre, chez *D. blissetti* et chez *D. concreta*, elles constituent une véritable plaque ovoïde autour de l'orbite. Chez *chalybea*, ces caroncules turgescentes, présentent une belle couleur turquoise, très lumineuse. Elles sont particulièrement développées chez le mâle, beaucoup moins chez la femelle.

Le jeune est entièrement brun-gris fuligineux dessus, blanc dessous, avec la gorge et la poitrine ocre roussâtre, dessinant un plastron clair, encadré et souligné par un liséré marron plus ou moins large. L'immature est semblable à la femelle mais conserve un plastron ocre roussâtre, encadré, souligné et madré en son centre de noir. Ni le jeune, ni l'immature n'ont de caroncules développées.

Diaphorophyia concreta graueri Hartert
(fig. 7)

Le dimorphisme sexuel est assez accusé. Le mâle a toutes les parties supérieures vert bouteille métallique, sauf les longues plumes soyeuses du croupion qui portent de longues extrémités blanc jaunâtre à jaune clair. Les parties inférieures sont uniformément jaune d'or. Des traits supraloraux jaunâtres, se rejoignant sur le front, prolongent vers l'avant les caroncules périophtalmiques vert émeraude. La femelle a les parties supérieures semblables à celle du mâle, mais en plus terne, plus gris au croupion. Les caroncules sont beaucoup moins développées. Les parties inférieures sont jaunes d'or terne abondamment lavées de marron à la gorge, la poitrine et aux flancs.

Le jeune est vert olive non métallisé dessus, avec du jaune terne au-dessus des lores et sur toutes les parties inférieures qui deviennent nettement blanchâtres au ventre et aux sous-caudales et qui sont lavées de vert olive, notamment à la poitrine et aux côtés de la gorge. Le dessus de la tête, le dos, les couvertures alaires et les rémiges secondaires internes présentent des taches apicales crème roussâtre. L'immature est semblable au jeune mais plus jaune d'or, avec également des traces de lavis marron sur les côtés du cou et de la poitrine. Ni le jeune ni l'immature n'ont de caroncules développées.

Source : MNHN, Paris

Erythrocercus m. mccalli (Cassin)
(fig. 8)

Le dos est brun-gris nuancé d'olivâtre, virant á l'olive roussâtre au croupion. Les ailes sont brun foncé, plus grisâtres aux couvertures. Le dessous du corps est blanc crème, fauve roussâtre du menton á la poitrine. Ce plastron coloré qui remonte sur les lores, joint á la large plage rousse finement rayée de blanc du dessus de la tête dont les plumes sont érectiles, constitue un dessin bien particulier. Les rectrices sont entiérement rousses.

Mâle, femelle et immature sont semblables. Ces derniers sont toutefois plus lavés d'olive roussâtre, surtout en lisérés aux couvertures alaires et aux rémiges secondaires. Les jeunes (au sortir du nid) n'ont pas de roux sur la tête : la calotte est gris olivâtre, le reste du plumage est identique á celui de l'immature. La livrée juvénile n'est absolument pas tachetée.

Elminia longicauda teresita (Antinori)
(fig. 8)

Toute la tête (légérement huppée), le cou, la gorge, la poitrine et le dos sont d'un beau bleu céruléen, couleur qui ourle largement les plumes des ailes et de la queue et qui contraste avec le ventre blanc. Mentionnons les lores et le bec noirs qui constituent une marque céphalique bien visible.

Mâle et femelle sont quasi identiques, la femelle étant plus grise, moins bleutée, á la gorge et á la poitrine. Le jeune est gris bleuté : les franges bleues n'apparaissent vraiment qu'aux plumes des ailes et de la queue ; il présente en outre des lisérés créme aux plumes du vertex, du manteau et des couvertures alaires.

Trochocercus nigromitratus (Reichenow)
(fig. 8)

La coloration générale est bleu ardoisé, plus pâle et plus grisâtre á l'abdomen, avec les ailes et la queue noirâtres, la calotte érectile noir mat. La femelle est moins bleue, plus ardoisée que le mâle. La différence, bien que faible, est visible lorsqu'on compare les partenaires d'un couple. Les jeunes et immatures ressemblent aux adultes en plus terne, plus fuligineux.

Trochocercus n. nitens (Cassin)
(fig. 8)

L'espéce présente un dimorphisme sexuel. Le mâle a toute la tête, jusqu'á la poitrine, et le dos noir métallisé á reflets bleu acier. Les ailes et la queue sont également noires. Le ventre gris clair est séparé du plastron noir par une étroite ligne blanchâtre. La femelle se distingue par son dos non métallisé (seule la calotte l'est) et par la coloration uniformément gris pâle de ses parties inférieures, quoique la gorge, les lores et des taches sur les joues soient blanchâtres. Le jeune ressemble á la femelle mais est plus nettement brun fuligineux ; sans reflets métalliques au vertex.

Chez cette espéce la huppe est bien marquée surtout chez le mâle. La coloration nettement claire de la gorge, des lores et des parotiques de la femelle permet á un observateur non chevronné de la différencier *in natura* de *T. nigromitratus*. L'intérieur du bec est jaune vif.

Terpsiphone rufiventer neumanni Stresemann
(fig. 8)

La tête est d'un bleu-noir lustré, virant au gris-bleu á la gorge et sur le haut de la poitrine. Toutes les parties inférieures sont d'un roux intense. Le dos, les ailes et la queue sont gris bleuté. Le cercle orbitaire de peau nue et le bec sont bleu cobalt brillant, les mandibules étant toutefois bordées et terminées de noir. L'intérieur du bec est d'un jaune soufre éclatant.

Le dimorphisme sexuel est trés faible. La femelle ne se distingue guére que par sa coloration plus terne, notamment á la tête et au bec, le cercle orbitaire est aussi plus étroit et les rectrices médianes non allongées.

Les oiseaux gabonais appartiennent á la sous-espéces *neumanni* à laquelle correspondent les caractéres décrits ci-dessus, toutefois, certains spécimens (dans la région de Tchibanga par ex.) présentent quelques plumes rousses sur le haut du manteau et surtout des bases ocre orangé á ocre roussâtre aux plumes du dos, traduisant vraisemblablement une influence de *T. r. mayombe*, race á dos roux.

Terpsiphone viridis speciosa (Cassin)
(fig. 8)

Les femelles ont les parties supérieures : dos, ailes (sauf les rémiges brun noir, les secondaires étant

Source : MNHN, Paris

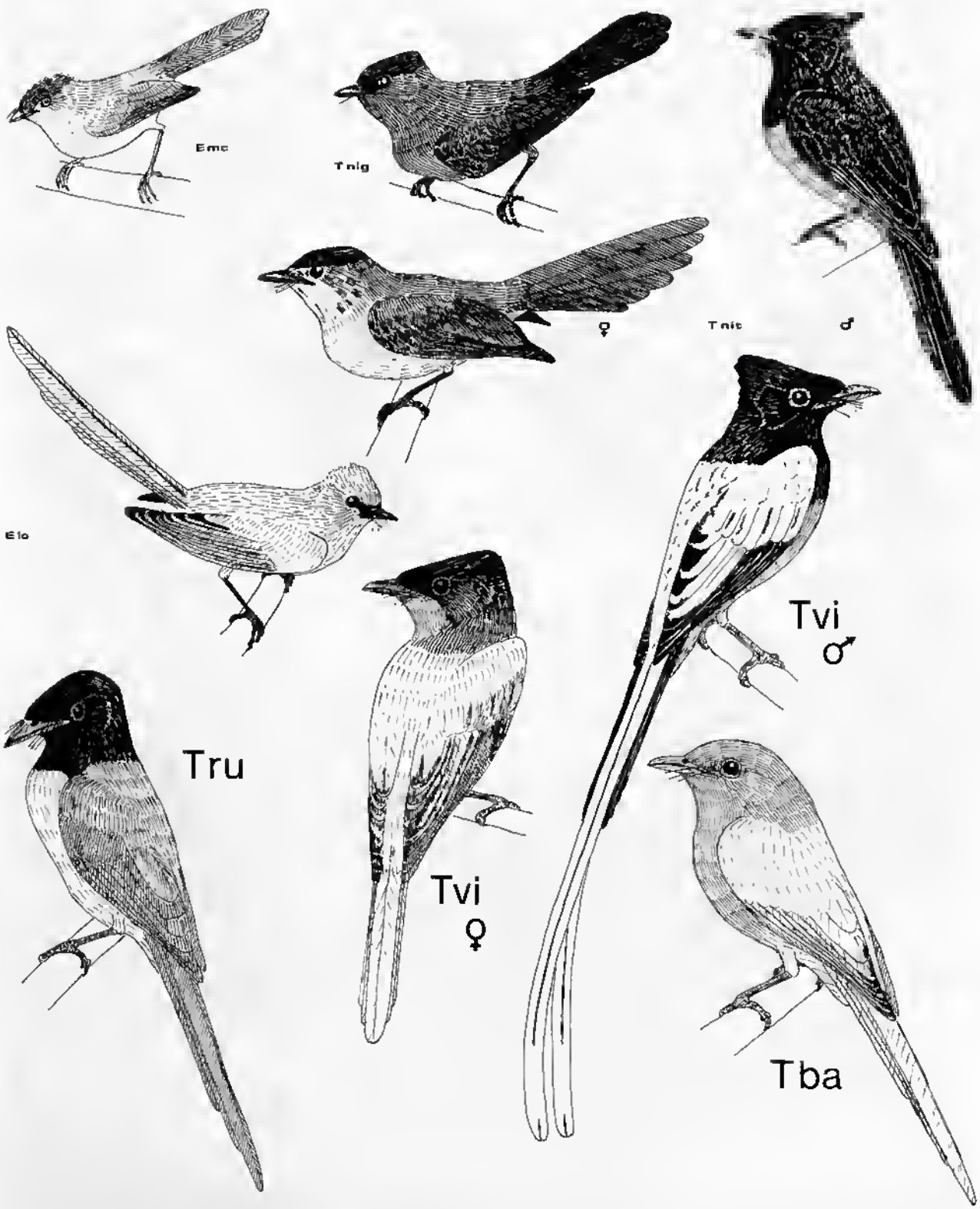


FIG. 8. — Les Monarchinés du N.-E. du Gabon : Emc = *Erythrocercus mccalli*, Elo = *Elminia longicauda*, Tnig = *Trochocercus nigromitratus*, Tnit = *T. nitens*, Tru = *Terpsiphone rufiventer*, Tvi = *T. viridis*, Tba = *T. batesi*

Source : MNHN, Paris

frangées de brun roux) et queue brun roux. Le reste du plumage est gris cendré, plus sombre á la tête qui porte une courte huppe bleu-noir métallisé. Le jeune évoque la femelle mais en beaucoup plus brunâtre, surtout aux parties inférieures qui sont relativement claires et sur le dessus de la tête qui n'est pas noir ni même noirâtre. Les immatures sont semblables á la femelle, en plus terne.

Les mâles ont un plumage trés variable. Le polymorphisme de cette espéce a été maintes fois décrit (cf. entre autres Chapin 1948 et Meise 1968). Chapin reconnaît un certain nombre de phases de coloration distinctes dont il évoque les fréquences au sein de quelques races géographiques á partir de matériel disponible en musée. Il parle ainsi de quatre phases principales chez les *T. v. speciosa* du Haut Congo mais précise qu'il existe des intermédiaires. Meise note que *T. v. speciosa* présente un polymorphisme continu, notamment dans la coloration du dos, c'est également ce qui ressort des informations publiées par Rand, Friedmann et Traylor (1959).

La fig. 9 illustre les divers types de coloration du plumage des mâles nicheurs (tous ces oiseaux avaient des gonades très développées) en région de Makokou. Manifestement, la variation est continue et se traduit par un remplacement progressif des phaéomélanines (brun et roux dominants) par des eumélanines (gris foncé et noir) en même temps qu'une dépigmentation (plages blanches) se développe aux ailes et á la queue pour progressivement gagner toutes les parties supérieures, et déborder des plumes médianes de la queue en lisérés aux vexilles externes des voisines. Nous verrons plus loin que cette variation s'accompagne, au niveau des rectrices, d'un accroissement de l'étagement de ces plumes et d'un développement important de la paire centrale. Nos observations constituent, á notre connaissance, la première démonstration que la variation de coloration du plumage des mâles d'une population locale, on pourrait dire d'un déme, de cette espéce, s'effectue selon un continuum.

En effet, les données des auteurs antérieurs furent recueillies sur de vastes régions de sorte que la variation continue observée aurait pu être le fait d'un hasard de l'échantillonnage : mélange de phases distinctes distribuées géographiquement selon des proportions différentes.

La fig. 10 B_1 donne la fréquence, d'aprés les oiseaux collectés, des divers types de coloration. Ces oiseaux ont été chassés au fusil par nos aides gabonais qui avaient reçu pour consigne de collecter des gobe-mouches mâles et femelles, c'est-á-dire qu'ils ont été prélevés lors de chasses ne recherchant pas spécialement, ou du moins pas uniquement, *T. viridis*. L'échantillon reflète donc davantage la détectabilité, et par lá même la vulnérabilité des diverses phases que leur fréquence réelle dans le milieu. L'histogramme obtenu aprés regroupement en 4 classes (fig. 10 B_2) rend compte de la sélection du chasseur désirant obtenir des ♀♀, d'oú une fort probable surestimation de l'abondance relative des ♂♂ de la classe I. Pour les autres classes, le profil fréquentiel est vraisemblablement modifié en faveur des types de coloration non pas les plus abondants mais les plus détectables. Toutefois le biais introduit n'a pas été aussi important qu'il aurait dû l'être car, désireux d'obtenir une séquence des types de coloration, nous avons, lors de nos derniers séjours, demandé á nos collecteurs de se procurer des mâles des types intermédiaires entre la phase féminine et la morphe blanche.

TABLEAU I. — Fréquence (en nb d'individus) des divers types de colorations des mâles *Terpsiphone viridis* observés sur la zone d'étude du plateau de M'Passa.

Type de coloration	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Octobre 72-Janvier 73	0	0	1	2	2	1	1	0	1	1
Septembre-Décembre 73	0	0	1	0	0	3	0	0	1	1
Février-Mai 74	1	0	0	1	2	1	1	0	1	1
Janvier-Avril 75	0	1	0	0	0	3	0	1	0	0
Juin-Septembre 76	0	1	0	0	2	2	0	2	0	0
Décembre 76-Mars 77	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0

Pour étayer ces hypothéses, nous avons procédé au relevé, année par année, des types de coloration du plumage des mâles présents sur notre zone d'étude du plateau de M'Passa (tableau I). Étant donnée, comme nous le verrons plus loin, l'instabilité du peuplement, donc le fort taux de renouvellement des différents mâles d'un séjour á l'autre, nous pouvons construire les histogrammes de fréquence pour toute la durée de l'étude (fig. 10 A_1, A_2) et les confronter á ceux obtenus á partir des collectes par les chasseurs pendant la même période. Cette comparaison met en évidence les caractéristiques de la sélection opérée lors de la chasse, que nous avons soulignées plus haut. Les différences ne sont cependant pas statistiquement significatives. En effet, une comparaison des histogrammes de la fig. 10, effectuée par tableau de contingence généralisé, aprés regroupements, ne donne lieu qu'á un χ^2 de 7,76 ($P < 0{,}1$; 4 ddl.). Cependant, compte-tenu des remarques faites plus haut á propos des collectes, nous pensons que l'échantillonnage par la chasse au fusil a minimisé la fréquence des types de coloration intermédiaires par rapport aux phases féminines et surtout blanches. Nous reviendrons sur les implications d'une telle remarque qui sous-entend qu'une pression de prédation différentielle s'exerce-

Source : MNHN, Paris

FIG. 9. — Variabilité du plumage des mâles *Terpsiphone viridis* en région de Makokou, N.-E. du Gabon, 10 types de coloration sont arbitrairement distingués au long d'un continuum entre un type féminin (1) et un type où toutes les parties supérieures et les rectrices sont blanches (10). Noir = noir, blanc = blanc, pointillé = roux, rayures = gris.

Source : MNHN, Paris

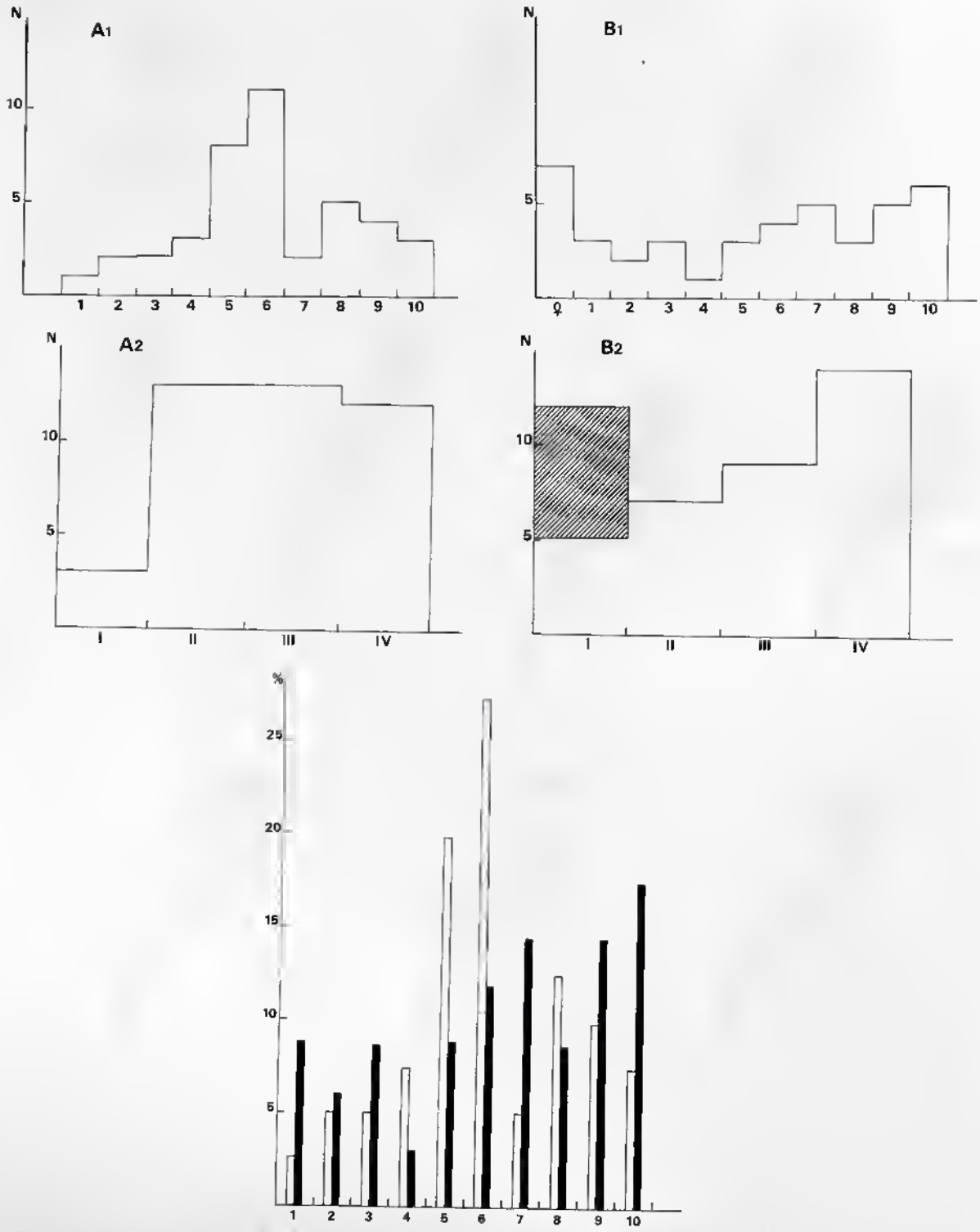


FIG. 10. — Frequence (en nombre d'individus) des divers types de coloration (1 à 10) des mâles *Terpsiphone viridis* d'après les observations sur la zone d'étude de M'Passa (A_1 et, après regroupement en 4 classes, A_2) et les collectes en région de Makokou (B_1 et B_2 ; les femelles ont été indiquées : colonne de gauche en B_1, hachures en B_2. I = types 1 + 2, II = types 3 + 4 + 5, III = types 6 + 7, IV = types 8 + 9 + 10. Histogramme du bas : proportion (en %) des types de coloration dans les collectes (en noir) et d'après les données d'observation (en blanc).

Source : MNHN, Paris

rait sur les mâles en fonction de leur type de coloration. Cette prédation serait d'autant plus importante que les plumes ornementales (rectrices médianes) seraient développées et la détectabilité (se traduisant par l'augmentation des surfaces blanches dans le plumage) accrue.

Il semble que pour décrire le polymorphisme de *T. viridis* dans une population donnée et fournir une estimation correcte de l'abondance relative des diverses classes phénotypiques, il importe de ne pas s'appuyer sur un matériel collecté au fusil, ou par tout autre moyen de chasse à vue (cas des spécimens conservés en musée), ni même sur un échantillonnage visuel au hasard des rencontres ou selon des itinéraires donnés. Dans tous ces cas, les résultats seraient faussés, ou du moins déformés en faveur des oiseaux phénotypiquement les plus détectables. La seule méthode est de travailler sur une surface suffisamment grande, d'y délimiter les cantons des divers mâles reproducteurs et de procéder à une analyse canton par canton, en identifiant individuellement les oiseaux, tout en tenant compte des « visiteurs », sujets non fixés. Ceci implique évidemment un gros et long travail de terrain suivi, mais ce n'est, à notre avis, que comme cela que l'on pourra étudier valablement le polymorphisme de cette espèce.

Terpsiphone batesi Chapin
(fig. 8)

Toute la tête, le cou, le haut du dos et les parties inférieures (sauf le bas-ventre) sont gris-bleu. Tout le reste du plumage : dos, ailes (les rémiges sont toutefois brun-noir, frangées entièrement de roux) et queue, est roux orangé. Le cercle orbitaire et le bec sont bleu cobalt ; l'intérieur de ce dernier est jaune vif ; ces caractères sont particulièrement marqués lors de la reproduction et s'appliquent également à *T. viridis*.

Le dimorphisme sexuel se traduit par une nette réduction de l'allongement des rectrices médianes chez la femelle, jointe à un rétrécissement du cercle orbitaire et une coloration générale moins brillante, surtout du bec et de la tête, et des teintes plus nettement rousses, moins orangées. Le jeune est très semblable à celui de *T. viridis*, en plus roux.

PARTICULARITÉ ANATOMIQUE DES GENRES *TERPSIPHONE* ET *TROCHOCERCUS (PARTIM)*

Nous nous proposons de procéder ultérieurement à une étude ostéologique comparée des Muscicapidés. Notre intention n'est pas de commenter ici les résultats préliminaires mais de mettre l'accent sur une constatation qui s'est immédiatement imposée à la confrontation des têtes osseuses et qui fournit argument à un changement générique.

Les espèces du genre *Terpsiphone* (en l'occurence *T. viridis* et *T. batesi*) et *Trochocercus nitens* se distinguent au premier coup d'œil de tous les autres (*Muscicapa, Myioparus, Pedilorhynchus, Artomyias, Stizorhina, Fraseria, Megabyas, Bias, Batis, Platysteira, Diaphorophyia, Erythrocercus, Elminia* et *Trochocercus nigromitratus*) par les caractères suivants :

— l'os frontal est très bombé, du moins en avant de la moitié antérieure des orbites jusqu'à la charnière nasofrontale ;

— cet os est très pneumatisé ;

— il est strié longitudinalement : les sillons atteignent les barres dorsales et latérales du rostre. Ces marques coïncident avec les lignes parallèles d'implantation des papilles des plumes frontales. Une telle disposition régulière des plumes n'est pas courante chez les oiseaux : généralement les papilles sont disposées de manière désordonnée sur la ptérylie ;

— une grande largeur interorbitaire ;

— les bordures supraorbitaires non saillantes ;

— l'ethmoïde (= plaque ectethmoïde) montre une aile supérieure peu développée et peu saillante ; l'aile inférieure, de forme allongée et séparée de la précédente par une encoche bien marquée, demeure libre, ne se soudant pas à la barre jugale.

Ainsi, manifestement *Trochocercus nitens* est en fait un *Terpsiphone*, ce que suggérait déjà son pattern de coloration. Nous verrons aussi que de nombreux traits de sa biologie et de son comportement corroborent cette opinion.

Le genre *Trochocercus* fut attribué par Cabanis à l'espèce *cyanomelas* d'Afrique du Sud, très voisine de *nitens*. Malheureusement, nous n'avons pu nous procurer aucun crâne de *cyanomelas*. Toutefois, nous avons dégagé la peau de la tête d'un spécimen naturalisé et constaté que *cyanomelas* présente, au niveau de l'os frontal et de l'ethmoïde, les mêmes caractéristiques que *nitens* et les *Terpsiphone*. Dans ces conditions, le genre *Trochocercus* entre dans la

Source : MNHN, Paris

synonymie de *Terpsiphone*. Or, dans le genre *Trochocercus* étaient placés deux groupes d'espèces : *cyanomelas* et *nitens* d'une part, *nigromitratus*, *albiventris* et *albonotatus* d'autre part. Ostéologiquement — et biologiquement — *nitens* et *nigromitratus*, espèces que nous avons étudiées, ne sont pas congénériques. Nous proposons de suivre White (1963) qui inclut dans le genre *Trochocercus* les espèces du genre *Elminia* et d'utiliser ce dernier nom pour qualifier génériquement *nigromitratus*, *albiventris* et *albonotatus*. Il est évident que si le besoin se faisait sentir ultérieurement de séparer ces espèces des *Elminia longicauda* et *albicauda*, un nom générique devrait être créé pour elles.

Biométrie

1) Poids

Le poids est souvent considéré comme un bon indicateur de la taille d'un individu ou d'une espèce donnés. Toutefois il varie généralement en fonction d'un certain nombre de facteurs : prise de nourriture, état physiologique des individus, âge et sexe de ceux-ci, phase des cycles journaliers et annuels... Il demeure néanmoins un paramètre indispensable en écologie.

Nous présentons dans le tableau II les données que nous avons pu recueillir sur des oiseaux vivants. Sa lecture montre que les échantillons sont malheureusement encore trop faibles pour donner autre chose que des ordres de grandeur et pour analyser les variations pondérales selon les facteurs que nous venons d'évoquer, notamment une éventuelle évolution saisonnière. Nous n'avons globalement pas trouvé de différences selon les sexes dans les échantillons d'effectif au moins égal à 8 spécimens. Les poids des jeunes et immatures s'accordent bien à ceux des adultes.

Il nous manque les poids de six espèces. D'après la littérature *Muscicapa striata* a un poids compris

Tableau II. — Poids (en g) des diverses espèces.

Espèce	Nombre de spécimens	Poids moyen (intervalle observé)	Écart-type
M. sethsmithi	2 (1)	8,3 (7,9- 8,8)	
M. olivascens	2 (1)	15,8 (15,7-16)	
M. caerulescens	5 (2)	17,4)	0,87
M. griseigularis	7	14,2 (12 -17)	1,66
M. plumbeus	1	14)	
P. comitatus	4	14,3 (13 -15)	0,94
A. fuliginosa	2	20 (20 -20)	
S. fraseri	11	34,3 (31 -39)	2,83
F. ocreata	8	34,0 (31 -36)	2,07
F. cinerascens	9	23,1 (21,5-24)	0,93
M. flammulatus	2 (3)	26,5 (25 -28)	
B. musicus	2	22,5 (21 -24)	
B. minima	5	10,0 (8 -12)	1,58
P. cyanea	3	15,5 (15 -16,5)	0,86
D. castanea	27	14,7 (13 -17)	1,02
D. tonsa	1	11,5)	
D. chalybea	10	11,7 (11 -13)	0,74
D. concreta	26	12,7 (12 -15)	0,78
E. longicauda	1	10	
T. nigromitratus	3	10,8 (10,7-11)	0,15
T. nitens	6	11,7 (11 -13)	0,88
T. rufiventer	10 (1)	15,1)	1,60
T. viridis	7	14,5 (13 -16,5)	1,17
T. batesi	12	15,2 (13 -17)	1,03

Notes : (1) : d'après Karr (1976a) ; (2) : d'après Friedmann et Williams (1969), Sclater et Moreau (1933), Moreau (1944) ; (3) : d'après Zimmerman (1972).

Source : MNHN, Paris

entre 13 et 20 g (Géroudet 1957). Dans les oasis fezzanaises ont été capturés des oiseaux en migration prénuptiale pesant en moyenne 14,5 g mais atteignant jusqu'à 17,5 g (Erard et Larigauderie 1972) : il s'agissait très vraisemblablement d'individus ayant en grande partie épuisé leurs réserves lipidiques (voir aussi Smith 1966). Il ne nous paraît donc pas déraisonnable d'envisager un poids moyen hivernal compris entre 14 et 16 g pour *M. striata* [1]. *M. cassini* étant d'une taille voisine de celle de *M. caerulescens*, *M. olivascens* ou *P. comitatus*, une valeur comprise entre 15 et 18 g ne serait pas invraisemblable, de même qu'une de 8-9 g pour *M. epulata* très semblable à *M. sethsmithi*. C'est à de tels ordres de grandeur que nous arrivions en pesant des oiseaux collectés par des chasseurs : ainsi *E. mccalli* s'inscrit certainement dans la classe 6-8 g, ce que nous confirment Friedmann (1966) en Ouganda et Eisentraut (1973) à Fernando Po ; ce dernier auteur donne en outre environ 10 g pour *Batis poensis*, toujours sur des oiseaux collectés. Pour *H. violacea* 15-16 g serait possible vu que cette espèce est nettement plus grande que *H. flavigaster* et *H. australis* pour lesquelles existent des indications de respectivement 12,5 g (Greig-Smith et Davidson 1977) et 10-11,5 g (Sclater et Moreau 1933).

Ces estimations, jointes aux données présentées dans le tableau nous permettent d'obtenir une image de la distribution pondérale des divers gobe-mouches présents dans le nord-est du Gabon (fig. 11).

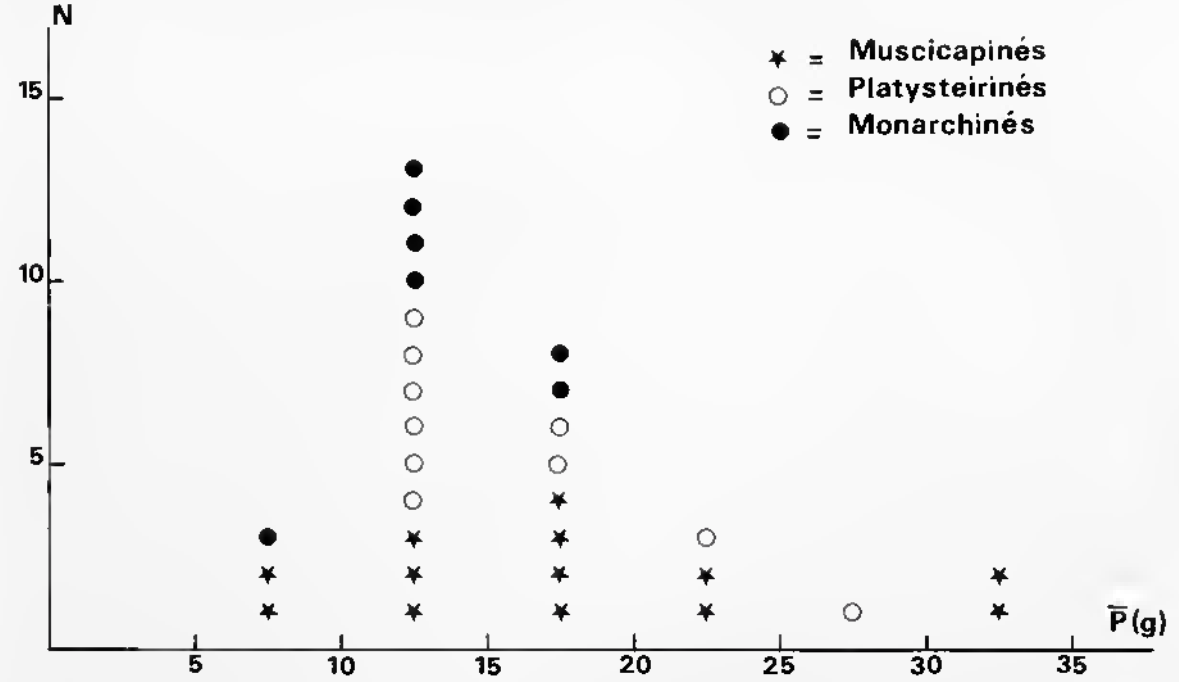


FIG. 11. — Distribution pondérale des diverses espèces de gobe-mouches dans le Nord-Est du Gabon. Abscisses : poids moyen, en grammes Ordonnée : nombre d'espèces.

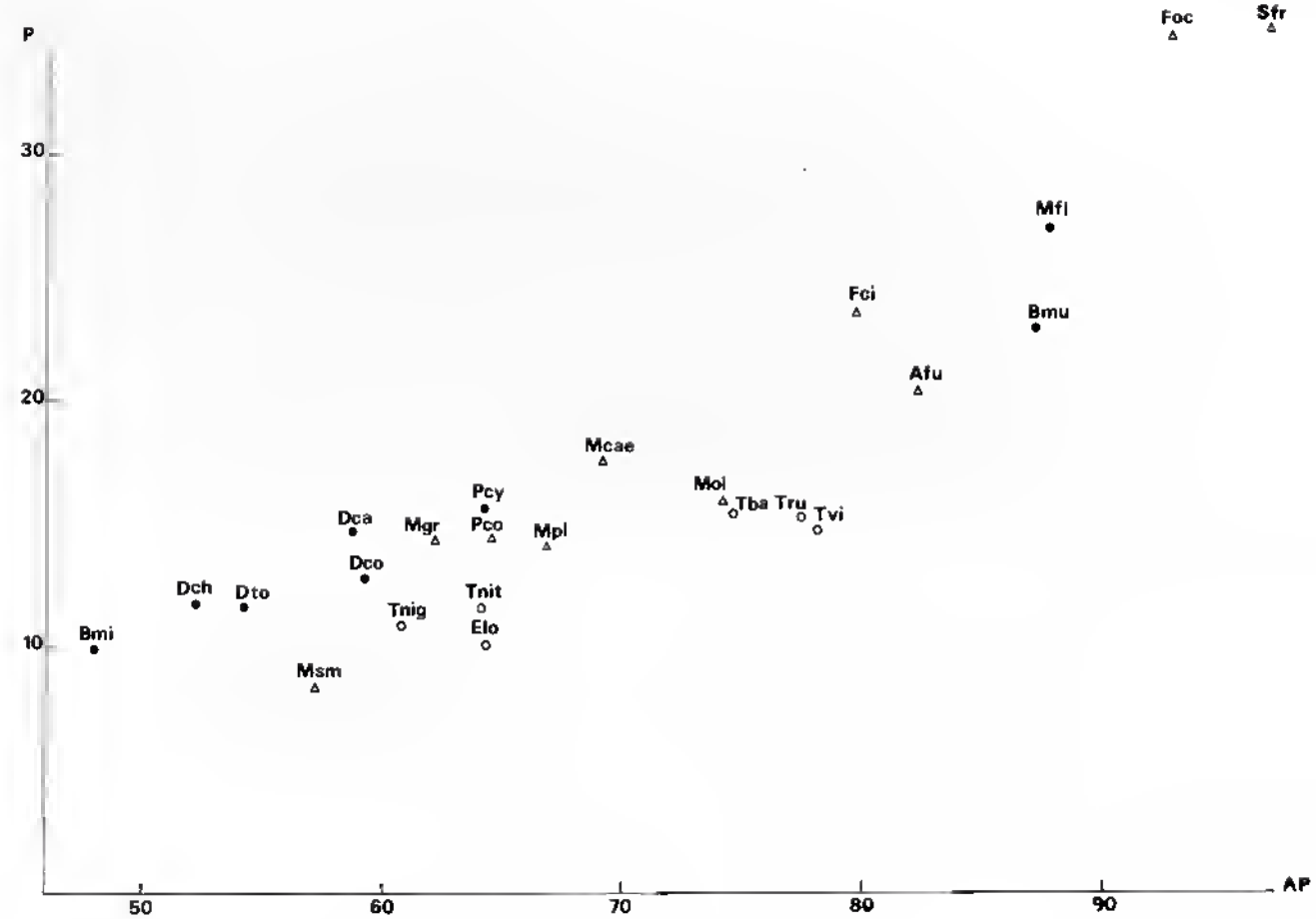
2) Aile

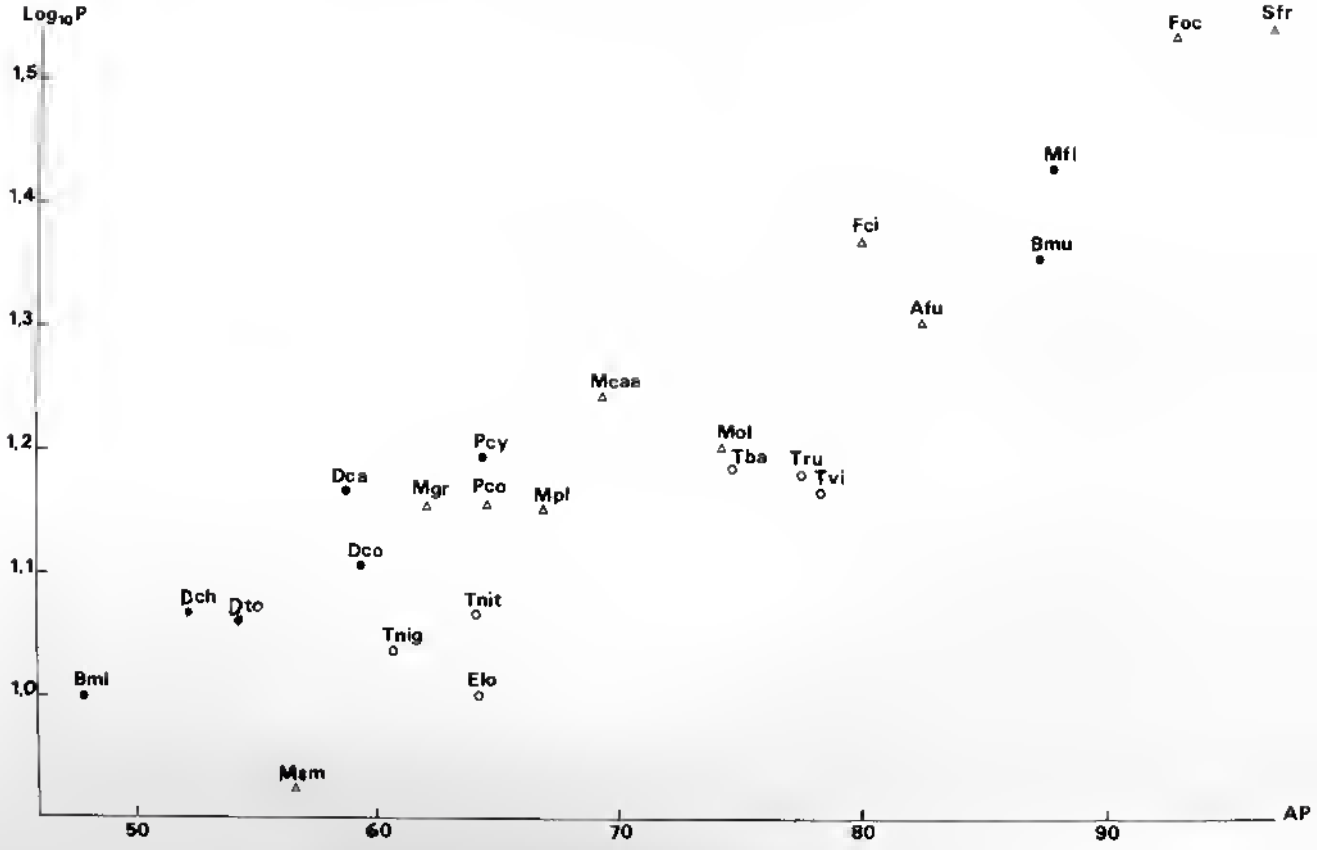
a) *Les mesures alaires en tant qu'indicateurs de taille* (fig. 12-13)

Paramètre très utilisé en ornithologie pour matérialiser la taille individuelle, la longueur d'aile pliée est d'un emploi très généralisé en biométrie taxinomique et écologique. Elle est toutefois soumise comme le poids à de très nombreuses sources de variation (cf. Hamilton 1961). Sa grande plasticité résulte en fait de modifications de forme. Il est connu de longue date (cf. Kipp 1936, 1942, 1958) que, toutes autres proportions gardées, les migrateurs ont en général une aile beaucoup plus allon-

1. Après la rédaction de ce texte, nous avons pris connaissance du travail de Verheyen (1953) qui fournit 14 poids de *M. striata* dans l'Upemba, conduisant à une valeur moyenne de 14,9 g (σ = 1,17 ; intervalle de 13 à 16 g). Il cite aussi une donnée de 16 g pour *M. cassini*. Wallschläger (1982) indique 15,2 g comme poids moyen de 322 spécimens de *M. striata*, reprenant une information publiée dans le « Guide d'identification, reconnaissance du sexe et de l'âge des passereaux d'Union soviétique » rédigé par Vinogradova *et al.* (1976). On ne sait toutefois pas d'où venaient tous ces oiseaux ni quand ils furent pesés.

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

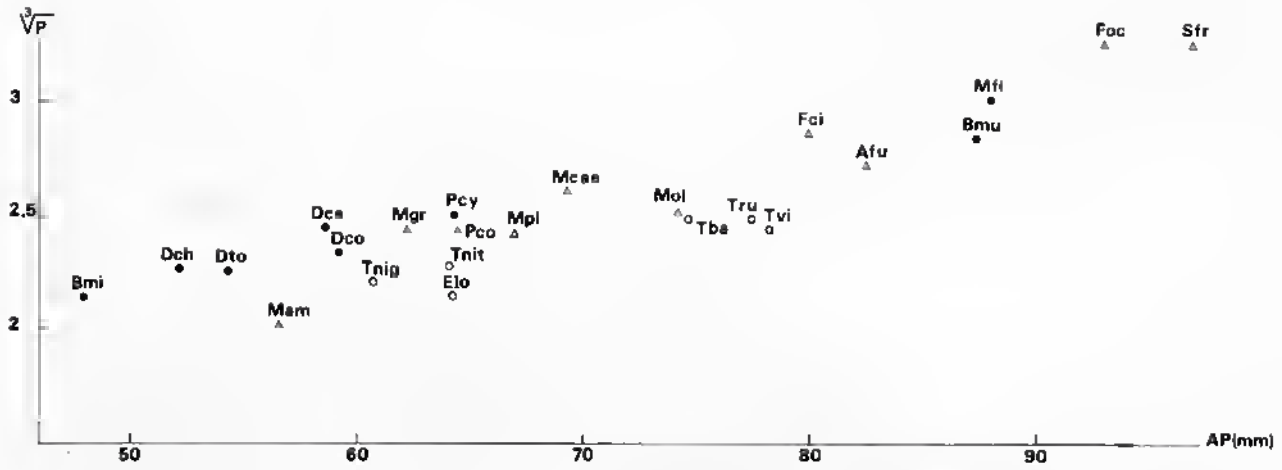


FIG. 12. — Relation, chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon, entre la longueur d'aile pliée (AP, en mm) et le poids (P, en g) [graphique en haut, à gauche], ou son logarithme décimal ($\log_{10}$ P) [en bas, à gauche], ou sa racine cubique ($\sqrt[3]{P}$) [à droite].

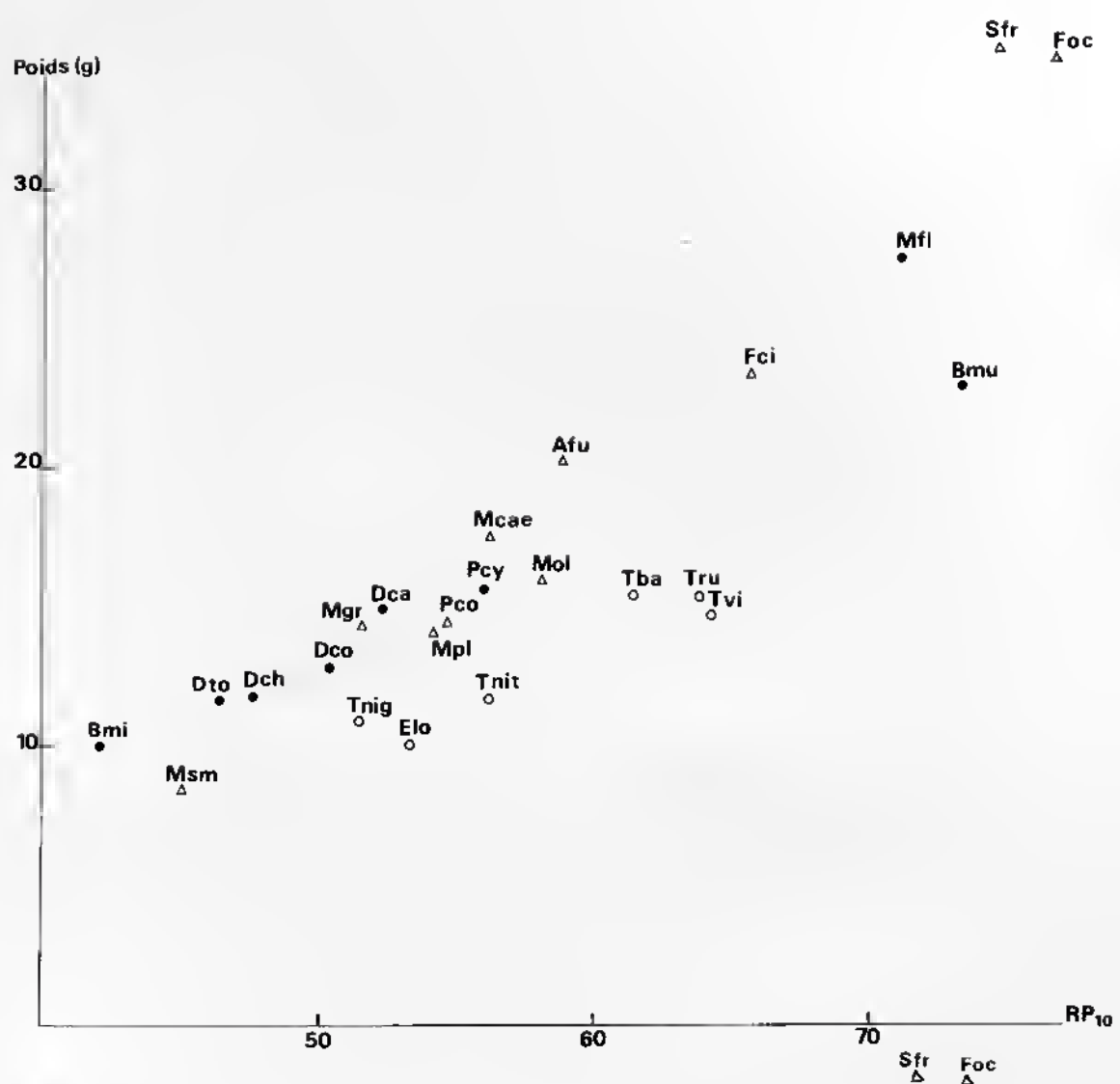
gée que les sédentaires. On sait également qu'elle varie selon le degré d'ouverture de l'habitat, et vraisemblablement aussi selon les conditions alimentaires et les situations météorologiques ayant prévalu pendant la période de mue (cf. Rand 1961 ; Van Balen 1967). Ainsi la longueur d'aile ne reflète-elle pas uniquement la taille de l'individu mais également les pressions de sélection structurale physiologiques et mécaniques auxquelles celui-ci est soumis de par sa mobilité, notamment son vol. Ceci explique la grande diversité des résultats obtenus par ceux qui ont voulu établir des corrélations entre les mesures d'aile et de poids. Nous ne parlerons pas ici de ceux qui cherchaient un moyen simple d'apprécier les quantités de graisses accummulées par les migrateurs. Par contre, nous allons nous intéresser á la corrélation entre la mesure d'aile et le poids dans le but d'obtenir un élément de référence de taille, pour les analyses comparatives des configurations écomorphologiques. Étant donné que l'allongement de l'aile porte essentiellement sur les plus longues rémiges primaires externes, par rapport aux internes et aux secondaires (fig. 14), nous avons cherché á savoir si la longueur de la rémige primaire la plus interne (RP_{10} en numérotation centripète) ne serait pas un meilleur indice du poids, donc de la taille, que celle de l'aile pliée (AP). Pour ce faire, nous avons étudié le poids en fonction de AP et de RP_{t0}. Plusieurs types de corrélation entre l'aile et le poids peuvent être envisagés. La plus classique, et la plus simple, est une relation linéaire de la forme $Y = bX + a$. Gaston (1974), pour les *Phylloscopus*, a mis en relation le carré de la longueur d'aile avec le logarithme décimal du poids, s'inspirant soi-disant d'une formule de Hartman (1961) qui montre une corrélation linéaire entre ces deux variables. Leisler (1977) sur *Locustella* s'est livré á la même opération en utilisant toutefois une double transformation logarithmique. Or, Hartman (*loc. cit.*) dans son étude des mécanismes locomoteurs établit certes une corrélation linéaire mais entre le logarithme du poids et ceux d'une part de la surface de l'aile (mesurée á l'aide d'un planimétre, ce qui est bien différent du carré de la longueur d'aile !) et d'autre part, de la surface portante (somme des surfaces des ailes, du corps et de la queue). Nous avons quand même calculé une relation entre AP puis RP_{t0} et $\log_{t0}$ P. La mesure de l'aile étant linéaire alors que le poids fait intervenir un volume, il est logique de suivre Amadon (1943) qui cite lui-même Teissier (1931) et de chercher une relation entre AP, RP_{t0} et la racine cubique du poids. Enfin, nous pouvons établir une relation d'allométrie de type $Y = aX^b$.

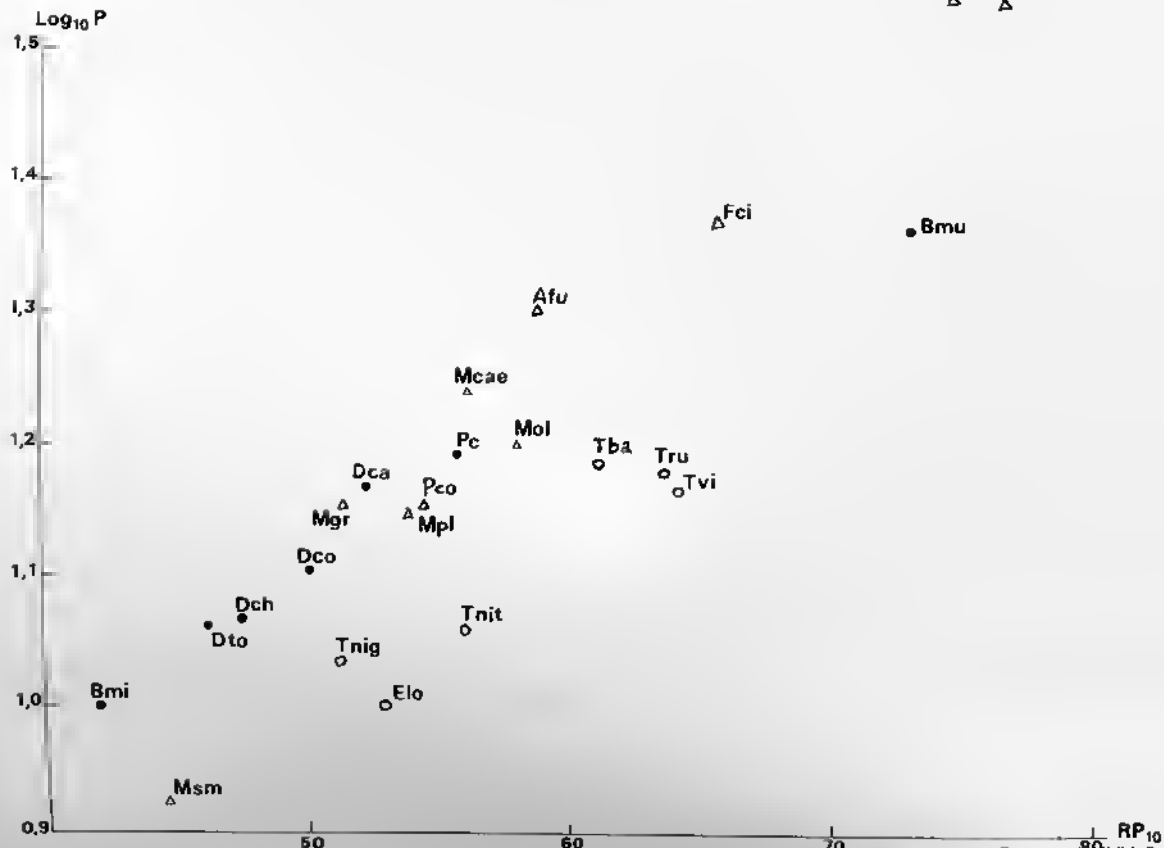
Les comparaisons que nous envisageons, portant sur des espéces différentes, non sur des individus d'une même espéce, nous aborderons le problème au niveau des moyennes de poids, de longueur d'aile et de rémige primaire interne.

Les mensurations concernent des oiseaux taxidermisés, aussi avons-nous vérifié — du moins pour les longueurs d'ailes — que les pentes (coefficients b) des corrélations demeuraient identiques, sinon statistiquement non différentes, de celles obtenues en utilisant les mensurations des oiseaux vivants qui ont été pesés. Il apparaît ainsi, chez les espéces étudiées, un décalage dans les longueurs d'ailes montrant que celles-ci subissent une réduction de 1 à 1,5 mm (1,3 en moyenne) á la suite de la préparation taxidermique.

Les tableaux III à V donnent les coefficients des diverses régressions du poids en fonction de AP et

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

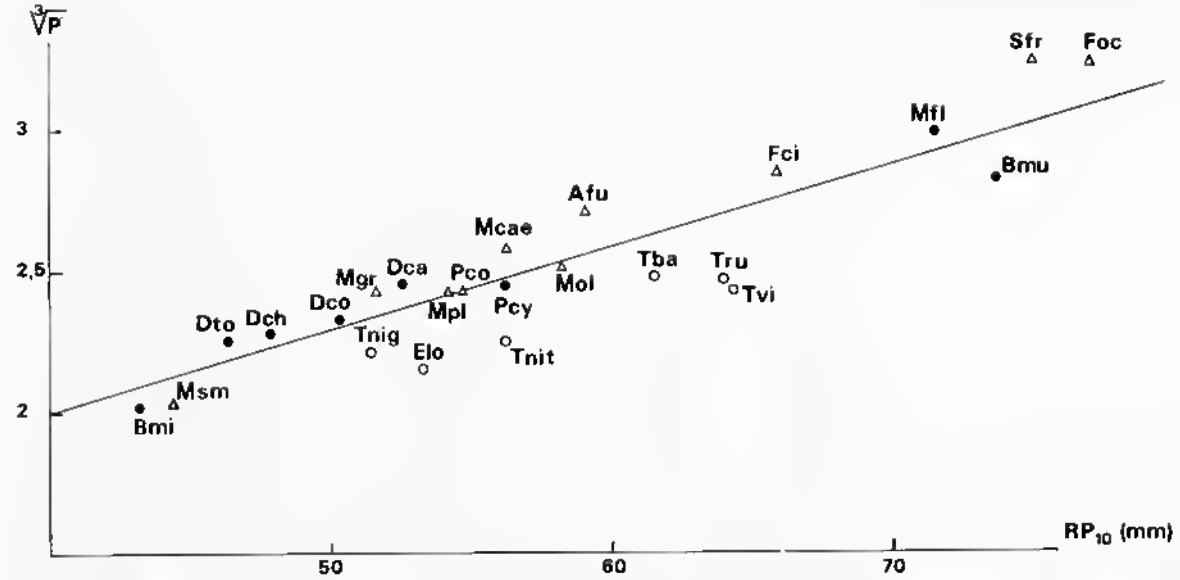


FIG. 13. — Relation, chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon, entre la longueur de la 10e rémige primaire, la plus interne (RP_{10}, en mm) et le poids, ou son logarithme décimal, ou sa racine cubique (même disposition et symboles que sur la fig. 12).

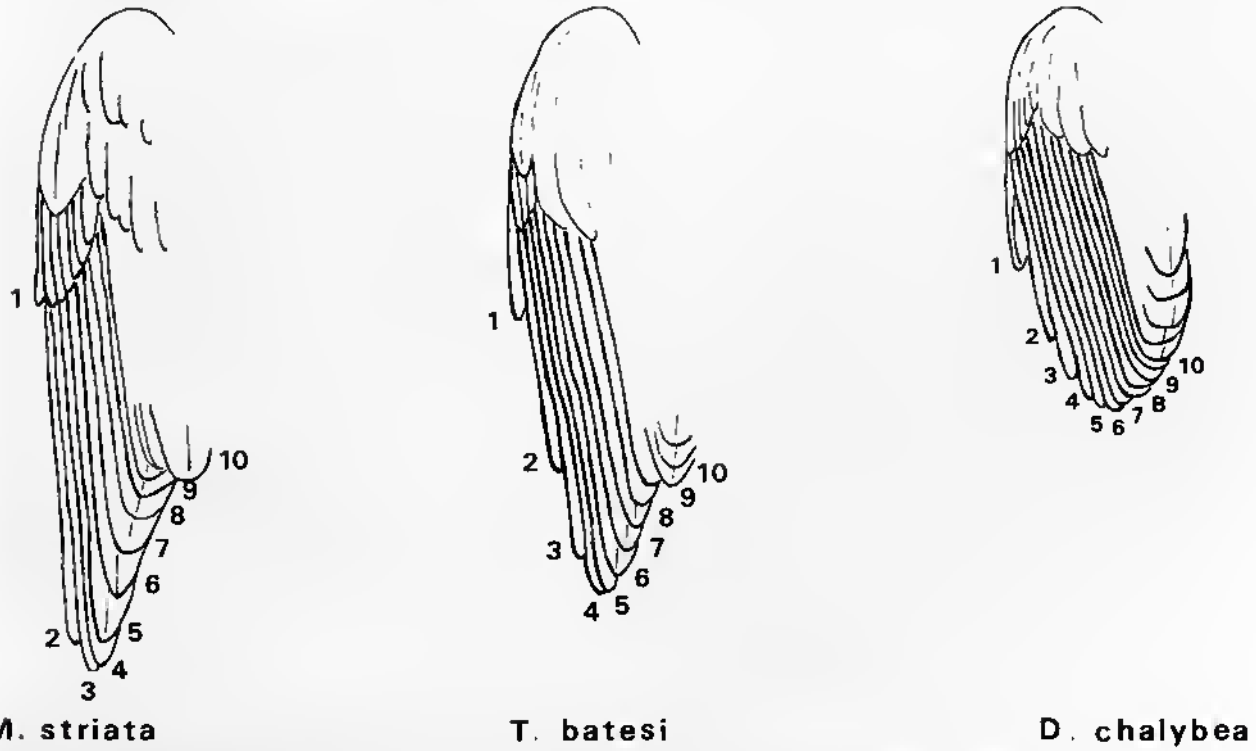


FIG. 14 — Variabilité de l'allongement de l'aile chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon. Aile très pointue de *M. striata*, migrateur paléarctique et chasseur aérien ; aile moins pointue de *T. batesi*, résident sédentaire, chasseur aérien et prospecteur de feuillages ; aile très arrondie de *D. blissetti chalybea*, qui circule dans la végétation basse et très dense. Les rémiges primaires sont numérotées. Les rapports de taille entre les espèces ont été respectés.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU III. — Valeur des coefficients de l'équation linéaire (Y = bX + a) liant le poids moyen, ou son logarithme décimal *, ou sa racine cubique à la longueur moyenne de l'aile pliée. r = coefficient de corrélation.

Var. (Y)	Coef.	Muscicapinés (10 sp.)	Platysteirinés (8 sp.)	Monarchinés (6 sp.)	Ensemble des sp.
P	b	0,6233	0,3703	0,2795	0,4622
	a	— 26,9937	— 8,0728	— 6,6895	— 15,7610
	r	+ 0,9617	+ 0,9780	+ 0,9320	+ 0,8831
Log_{10} P	b	0,0135	0,0094	0,0096	0,0108
	a	0,2500	0,5699	0,4336	0,4331
	r	+ 0,9581	+ 0,9801	+ 0,9229	+ 0,8981
$\sqrt[3]{P}$	b	0,0278	0,0184	0,0172	0,0217
	a	0,5710	1,2895	1,1377	0,9897
	r	+ 0,9650	+ 0,9814	+ 0,9256	+ 0,8977

(*) La relation $Log_{10} P = bX + a$ correspond en fait à une exponentielle croissante de la forme $P = A B^X$, avec $Log_{10} A = a$ et $Log_{10} B = b$.

TABLEAU IV. — Valeur des coefficients de l'équation linéaire (Y = bX + a) liant le poids moyen, ou son logarithme décimal, ou sa racine cubique à la longueur moyenne de la rémige primaire la plus interne. r = coefficient de corrélation.

Var. (Y)	Coef.	Muscicapinés (10 sp.)	Platysteirinés (8 sp.)	Monarchinés (6 sp.)	Ensemble des sp.
P	b	0,8350	0,4882	0,3926	0,6391
	a	— 30,3326	— 11,2304	— 10,0879	— 20,4034
	r	+ 0,9847	+ 0,9692	+ 0,9432	+ 0,8842
Log_{10} P	b	0,180	0,0125	0,0128	0,0150
	a	0,1797	0,4833	0,3572	0,3210
	r	+ 0,9792	+ 0,9806	+ 0,8888	+ 0,9029
$\sqrt[3]{P}$	b	0,0371	0,0245	0,0242	0,0301
	a	0,4253	1,1237	0,9210	0,7669
	r	+ 0,9866	+ 0,9788	+ 0,9420	+ 0,9011

TABLEAU V. — Valeur des coefficients de l'équation allométrique ($Y = a X^b$) liant le poids moyen aux longueurs moyennes de l'aile pliée (AP) ou de la rémige primaire la plus interne (RP_{10}). r est le coefficient de corrélation après transformation logarithmique des variables.

Var. (X)	Coef.	Muscicapinés (10 sp.)	Platysteirinés (8 sp.)	Monarchinés (6 sp.)	Ensemble des sp.
AP	b	2,359461	1,470678	1,539265	1,708270
	a	0,000708	0,033865	0,018552	0,011248
	r	+ 0,9616	+ 0,9823	+ 0,9229	+ 0,8758
RP_{10}	b	2,542271	1,664535	1,814249	2,004220
	a	0,000567	0,019357	0,007983	0,004664
	r	+ 0,9947	+ 0,9829	+ 0,9419	+ 0,8933

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI. — Valeurs théoriques des poids moyens de 6 espèces calculées d'après les diverses relations envisageables entre le poids moyen et les longueurs d'aile pliée (AP) ou de rémige primaire la plus interne (RP_{10}), en utilisant d'une part les équations propres à la sous-famille (colonnes s.F.) et, d'autre part, celles s'appuyant sur l'ensemble des espèces (colonnes F.).

		$P = bX + a$		$\text{Log}_{10}\ P = bX + a$		$\sqrt[3]{P} = bX + a$		$P = aX^b$	
X	Espèces	s.F.	F.	s.F.	F.	s.F.	F.	s.F.	F.
AP	*M. striata*	26,2	23,7	25,1	22,7	25,4	23,0	25,5	22,4
	M. cassini	17,9	17,5	16,6	16,3	17,0	16,7	17,1	16,7
	M. epulata	8,3	10,4	10,3	11,1	9,8	10,9	9,7	11,1
	H. violacea	20,3	19,6	19,4	18,3	19,7	18,7	20,0	18,6
	B. poensis	10,6	7,5	11,0	9,5	10,9	9,0	10,8	9,1
	E. mccalli	6,7	6,4	7,8	9,0	7,5	8,4	7,2	8,4
RP_{10}	*M. striata*	19,6	17,8	18,1	16,6	18,6	17,0	18,7	17,0
	M. cassini	18,4	16,9	17,0	15,7	17,5	16,1	17,5	16,2
	M. epulata	7,7	8,7	10,0	10,1	9,5	9,8	9,3	9,8
	H. violacea	16,8	16,3	15,9	15,2	16,2	15,6	16,3	15,6
	B. poensis	9,8	7,2	10,5	9,3	10,3	8,8	10,2	8,8
	E. mccalli	6,9	7,2	8,1	9,3	7,6	8,8	7,4	8,8

de RP_{10}, en procédant par sous-familles et pour l'ensemble des espèces. Il est instructif de calculer les poids théoriques des espèces pour lesquelles nous n'avons pa eu de données précises (voir plus haut). Ces valeurs sont regroupées dans le tableau VI.

Nous pouvons comparer la valeur de la longueur d'aile pliée à celle de la longueur de la rémige primaire la plus interne, en tant qu'indicateur du poids. Nous remarquerons que sur les 16 comparaisons possibles de coefficients de corrélation, 10 sont à l'avantage de RP_{10}, 3 donnent des valeurs semblables, et seulement 3 favorisent AP. Si maintenant nous regardons les valeurs théoriques du tableau VI, nous constatons que les prévisions pour *M. striata* et *H. violacea* (deux espèces à l'aile allongée) sont nettement surestimées si l'on utilise la longueur d'aile pliée ; en revanche l'emploi de RP_{10} conduit à des estimations beaucoup plus plausibles. On notera également que la relation linéaire entre la variable alaire et la racine cubique du poids conduit à des résultats très voisins de ceux obtenus par la fonction d'allométrie.

b) *La forme de l'aile*

L'aile est une structure importante pour la mobilité des oiseaux et notamment pour tous les déplacements liés à la recherche et à la capture des proies, sans parler bien sûr de ceux nécessaires au maintien de la territorialité et aux comportements agonistiques et sexuels. Ces déplacements engendrent des pressions mécaniques sur l'anatomie prise au sens large, en incluant la morphologie externe. Une étude comparative des potentialités aréodynamiques des diverses espèces constitue un thème de recherches en soi, qui sort du cadre de ce travail. Néanmoins, il nous paraît utile de souligner certaines caractéristiques de la forme générale de l'aile des différents gobe-mouches étudiés, notamment en comparant les divers degrés d'allongement des rémiges primaires externes et d'arrondi de l'aile qui, dans la théorie actuelle de la niche, reflètent les adaptations écomorphologiques pour une meilleure utilisation de l'habitat et de ses ressources.

Il est généralement admis qu'une aile étroite et allongée indique une adaptation au vol aisé et soutenu qui sera d'autant plus rapide que ces caractéristiques seront mieux marquées (la proportion effective de l'aile se trouvant accrue) et le milieu ouvert. En revanche, une aile large et arrondie qui engendre une plus grande portance à petite vitesse, facilite les décollages rapides et les envols fréquents, et assure une meilleure liberté de manœuvre dans les milieux fermés (cf. Savile 1957, Hartman 1961, Brown 1963).

L'allongement de l'aile, ou allongement relatif des rémiges primaires par rapport aux secondaires, peut être exprimé de deux manières : d'une part, par rapport à la taille de l'oiseau et, d'autre part, relativement à l'aile elle-même. Dans le premier cas, nous avons considéré la longueur de la rémige primaire la plus interne comme indice de taille et, dans le second, nous avons utilisé comme référence la longueur de l'aile pliée.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VII. — Mesure (en mm) de la longueur d'aile, de la longueur (L), de la largeur (l) et de la hauteur (h) du bec, de la longueur du tarse, de la queue et de la différence entre la pointe de l'aile et celle, respectivement, des 1ère, 2e, 3e et 10e rémiges primaires, chez les Muscicapinés du Nord-Est du Gabon. La colonne N indique le nombre de spécimens mesurés ; dans chaque case sont donnés la moyenne et, entre parenthèses, l'écart-type.

Espèces	N	Aile	Bec			Tarse	Queue	≠ RP — pte aile			
			L	l	h			1	2	3	10
Muscicapa striata	7	85,3 (2,85)	16,6 (0,55)	7,0 (0,40)	3,8 (0,24)	14,5 (0,60)	58,7 (2,42)	47,7 (2,05)	3,5 (0,60)	0	25,5 (1,08)
Muscicapa cassini	11	72,0 (1,48)	16,6 (0,45)	7,3 (0,74)	3,4 (0,20)	14,1 (0,46)	55,4 (1,04)	32,5 (1,21)	6,0 (1,40)	0,2 (0,25)	13,6 (0,83)
Muscicapa sethsmithi	17	56,6 (1,37)	11,4 (0,53)	6,5 (0,46)	2,7 (0,25)	11,3 (0,52)	36,0 (1,43)	27,3 (1,42)	5,2 (0,92)	0,5 (0,34)	12,0 (0,65)
Muscicapa epulata	13	56,6 (1,70)	11,3 (0,50)	5,8 (0,46)	2,6 (0,24)	11,6 (0,42)	39,1 (1,79)	26,8 (0,87)	5,0 (0,68)	0,4 (0,28)	11,0 (1,01)
Muscicapa olivascens	6	74,2 (4,12)	14,1 (0,54)	5,8 (0,67)	3,9 (0,41)	16,8 (1,08)	56,1 (4,40)	36,4 (1,80)	10,5 (0,54)	2,0 (0,37)	16,0 (0,83)
Muscicapa caerulescens	11	69,3 (2,11)	14,3 (0,74)	6,6 (0,64)	3,8 (0,25)	15,7 (0,56)	49,0 (1,42)	31,7 (1,67)	7,5 (0,88)	1,2 (0,46)	12,8 (0,71)
Myioparus griseigularis	9	62,2 (1,66)	14,8 (0,65)	5,2 (0,26)	3,7 (0,26)	16,7 (0,50)	49,3 (1,36)	26,3 (1,83)	8,5 (0,86)	2,1 (0,33)	10,5 (1,00)
Myioparus plumbeus	12	66,9 (1,85)	14,6 (0,53)	5,5 (0,42)	3,6 (0,22)	17,8 (0,38)	59,2 (2,68)	30,0 (1,24)	7,2 (0,83)	1,4 (0,49)	12,6 (0,71)
Pedilorhynchus comitatus	16	64,6 (1,46)	14,0 (0,57)	7,8 (0,47)	3,5 (0,41)	15,5 (0,44)	52,3 (2,14)	28,3 (1,64)	8,2 (1,05)	2,0 (0,61)	9,7 (0,84)
Artomyias fuliginosa	12	82,5 (2,48)	10,9 (0,41)	6,8 (0,49)	3,5 (0,36)	13,0 (0,35)	47,4 (2,13)	44,2 (2,49)	3,7 (0,75)	0	23,4 (1,20)
Stizorhina fraseri	12	97,0 (2,24)	15,4 (0,70)	9,7 (0,54)	4,7 (0,33)	19,8 (0,71)	78,0 (3,03)	47,1 (1,79)	9,6 (0,98)	1,6 (0,48)	22,0 (0,95)
Fraseria ocreata	13	93,0 (2,62)	20,2 (0,78)	6,7 (0,52)	5,6 (0,25)	23,3 (0,59)	69,9 (2,83)	39,4 (1,96)	11,0 (1,33)	2,0 (0,45)	16,0 (1,08)
Fraseria cinerascens	11	80,0 (2,60)	17,2 (0,71)	6,7 (0,60)	4,3 (0,40)	19,6 (0,75)	62,9 (2,85)	35,5 (2,25)	11,5 (1,44)	3,0 (0,68)	14,0 (1,17)

TABLEAU VIII — Même chose que le tableau VII, mais pour les Platysteirinés.

Espèces	N	Aile	Bec			Tarse	Queue	≠ RP — pte aile			
			L	l	h			1	2	3	10
Hyliota violacea	5	76,6 (2,21)	15,4 (0,54)	6,2 (0,57)	4,2 (0,27)	18,7 (0,44)	41,2 (1,30)	40,4 (2,60)	5,0 (0,70)	0,4 (0,41)	19,2 (1,15)
Megabyas flammulatus	10	88,0 (2,88)	22,8 (0,82)	8,6 (0,41)	6,2 (0,42)	15,9 (0,43)	61,6 (2,44)	32,2 (1,54)	7,4 (0,91)	1,5 (0,36)	16,5 (0,70)
Bias musicus	12	87,4 (1,87)	22,5 (0,97)	9,3 (0,57)	5,9 (0,39)	13,9 (0,39)	49,5 (2,17)	35,6 (1,55)	9,8 (0,89)	1,6 (0,40)	13,8 (0,74)
Batis minima	7	47,9 (0,60)	12,0 (0,40)	5,2 (0,48)	3,7 (0,39)	12,3 (0,55)	30,5 (1,60)	19,8 (1,43)	5,5 (1,09)	1,1 (0,37)	5,9 (1,27)
Batis poensis	11	50,3 (0,87)	13,5 (0,49)	5,6 (0,32)	3,7 (0,34)	14,0 (0,56)	30,2 (1,10)	19,3 (1,10)	5,0 (0,88)	0,8 (0,39)	7,1 (0,64)
Platysteira cyanea	10	64,3 (1,27)	16,9 (0,45)	6,9 (0,64)	4,4 (0,36)	19,4 (0,49)	47,7 (0,63)	25,3 (1,70)	9,3 (1,13)	3,7 (0,53)	8,2 (1,18)
Diaphorophyia castanea	25	58,7 (1,40)	14,8 (0,60)	6,6 (0,43)	3,8 (0,33)	15,4 (0,42)	25,5 (0,70)	22,2 (1,28)	7,1 (0,97)	3,1 (0,76)	6,2 (0,69)
Diaphorophyia tonsa	15	54,3 (1,29)	14,2 (0,54)	6,1 (0,28)	3,5 (0,26)	14,9 (0,43)	22,2 (1,03)	21,1 (0,92)	7,2 (0,82)	2,3 (0,60)	7,8 (0,63)
Diaphorophyia chalybea	13	52,1 (1,18)	14,6 (0,52)	6,6 (0,43)	3,3 (0,25)	17,4 (0,37)	23,5 (0,64)	18,3 (1,18)	8,1 (0,56)	3,4 (0,72)	4,4 (0,37)
Diaphorophyia concreta	9	59,3 (1,08)	14,6 (0,54)	6,1 (0,41)	3,8 (0,33)	16,7 (0,26)	27,0 (0,46)	26,7 (1,48)	9,2 (1,03)	2,5 (0,53)	8,9 (0,46)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IX. — Même chose que le tableau VII, pour les Monarchinés. Les longueurs de queue indiquées sont celles des rectrices externes (Q1), de la distance qui sépare la pointe de ces dernières de celle des submédianes (Q2) et la longueur des filets : distance qui sépare la pointe des médianes de celle des submédianes (Q3).

Espèces	N	Aile	Bec			Tarse	Queue				≠ RP — pte aile			
			L	l	h		1	2	1 + 2	3	1	2	3	10
Erythocercus mccalli	12	48,0 (0,68)	10,6 (0,43)	5,0 (0,39)	2,7 (0,39)	15,3 (0,31)	34,4 (1,48)	8,9 (1,15)	43,3 (1,41)	1,0 (0,52)	21,2 (1,21)	8,6 (0,98)	2,4 (0,62)	4,8 (0,64)
Elminia longicauda	12	64,2 (1,98)	12,8 (0,57)	5,7 (0,39)	2,5 (0,33)	15,7 (0,45)	50,0 (1,59)	18,7 (1,67)	68,7 (2,02)	10,2 (2,24)	29,3 (0,71)	11,0 (0,89)	2,7 (0,56)	11,4 (1,23)
Trochocercus nigromitratus	12	60,8 (2,18)	14,8 (0,56)	6,5 (0,36)	3,0 (0,33)	15,9 (0,46)	45,6 (2,24)	11,3 (1,74)	57,0 (3,26)	0,7 (0,46)	26,9 (2,02)	11,0 (1,49)	3,5 (0,84)	9,3 (0,98)
Trochocercus nitens	11	64,2 (1,58)	15,0 (0,68)	6,3 (0,33)	3,9 (0,31)	16,2 (0,41)	53,1 (2,38)	13,7 (1,10)	67,0 (2,38)	2,6 (0,46)	29,2 (1,21)	14,9 (1,22)	5,2 (0,58)	7,9 (0,65)
Terpsiphone rufiventer	12	77,5 (1,75)	19,6 (0,64)	7,8 (0,44)	4,8 (0,31)	15,2 (0,45)	63,8 (2,63)	12,8 (2,57)	76,6 (3,49)	10,3 (6,22)	35,3 (1,43)	16,0 (1,53)	4,2 (0,87)	13,6 (1,16)
Terpsiphone viridis	28	78,3 (2,43)	18,6 (0,75)	7,3 (0,71)	4,6 (0,43)	15,1 (0,47)	66,7 (2,44)	16,0 (5,49)	83,0 (6,94)	44,9 (4,63)	35,3 (2,34)	15,2 (1,68)	4,0 (1,10)	13,8 (1,12)
Terpsiphone batesi	10	74,8 (2,12)	19,3 (1,25)	7,5 (0,40)	4,8 (0,42)	14,9 (0,31)	61,8 (2,27)	14,1 (3,10)	75,9 (4,94)	11,4 (9,44)	34,3 (2,34)	15,8 (1,87)	4,2 (0,93)	13,2 (0,63)

TABLEAU X. — Mesure relative (en %, par rapport à la longueur d'aile) de la longueur du bec, du tarse, de la queue et de la différence entre la pointe de l'aile et, respectivement, les 1ère, 2e, 3e et 10e rémiges primaires, chez les Muscicapinés du Nord-Est du Gabon. Sont rappelés les effectifs et les valeurs moyennes de la longueur d'aile. Chaque case précise la moyenne et, entre parenthèses, l'écart-type. La largeur et la hauteur du bec sont exprimées l'une par rapport à l'autre (h/l) et par rapport à la longueur du bec (l/L et h/L).

Espèces	N	AP	Bec %				Tarse %	Queue %	≠ RP — pte aile %			
			L/AP	l/L	h/l	h/L			1	2	3	10
Muscicapa striata	7	85,3	19,5 (0,71)	42,0 (2,04)	55,1 (3,73)	23,1 (1,31)	17,0 (0,48)	68,7 (1,49)	55,9 (0,90)	4,18 (0,71)	0	29,8 (1,01)
Muscicapa cassini	11	72,0	23,1 (0,74)	44,2 (3,63)	46,5 (4,20)	20,4 (1,27)	19,6 (0,57)	76,9 (1,44)	45,2 (1,43)	8,4 (2,00)	0,2 (0,35)	18,9 (1,08)
Muscicapa sethsmithi	17	56,6	20,1 (0,94)	57,0 (5,09)	42,2 (4,45)	24,0 (2,81)	20,1 (1,02)	63,7 (1,63)	48,3 (2,21)	9,2 (1,58)	0,9 (0,60)	21,2 (1,03)
Muscicapa epulata	13	56,6	20,1 (0,87)	51,6 (3,73)	46,1 (7,20)	23,3 (2,39)	20,5 (0,82)	69,0 (2,44)	47,5 (1,37)	9,0 (1,40)	0,7 (0,51)	19,5 (1,60)
Muscicapa olivascens	6	74,2	19,0 (0,57)	41,3 (3,33)	67,9 (10,71)	27,6 (2,77)	22,6 (0,85)	75,5 (2,05)	49,0 (1,24)	14,1 (0,88)	2,8 (0,47)	21,5 (0,74)
Muscicapa caerulescens	11	69,3	20,7 (0,96)	46,4 (3,02)	57,5 (5,88)	26,6 (1,87)	22,6 (0,74)	70,7 (1,36)	45,7 (2,02)	10,9 (1,23)	1,8 (0,61)	18,5 (0,59)
Myioparus griseigularis	9	62,2	23,9 (0,75)	35,4 (1,20)	70,7 (6,44)	25,0 (1,96)	26,8 (0,87)	79,3 (1,33)	42,3 (2,67)	13,6 (1,21)	3,3 (0,54)	16,8 (1,37)
Myioparus plumbeus	12	66,9	21,9 (0,80)	37,5 (2,98)	66,4 (8,08)	24,6 (1,93)	26,6 (0,80)	88,5 (2,88)	44,9 (1,34)	10,8 (1,02)	2,0 (0,70)	18,9 (1,02)
Pedilorhynchus comitatus	16	64,6	21,7 (0,96)	55,8 (3,74)	46,1 (6,09)	25,6 (2,59)	24,1 (0,78)	81,1 (2,90)	43,8 (2,27)	12,7 (1,52)	3,2 (0,96)	15,0 (1,17)
Artomyias fuliginosa	12	82,5	13,2 (0,48)	62,5 (3,67)	51,3 (5,59)	32,0 (3,41)	15,8 (0,60)	57,4 (1,19)	55,5 (2,31)	4,4 (0,39)	0	28,3 (0,94)
Stizorhina fraseri	12	97,0	15,8 (0,74)	63,5 (3,03)	48,5 (3,52)	30,8 (2,19)	20,4 (0,69)	80,3 (1,78)	47,8 (2,66)	10,0 (1,00)	1,6 (0,47)	22,6 (0,77)
Fraseria ocreata	13	93,0	21,7 (0,91)	33,5 (2,91)	84,5 (7,87)	28,1 (1,66)	25,1 (0,89)	75,1 (2,11)	42,3 (2,27)	11,8 (1,39)	2,1 (0,51)	17,5 (1,00)
Fraseria cinerascens	11	80,0	21,5 (0,90)	39,0 (3,27)	64,4 (6,41)	25,0 (1,81)	24,6 (1,32)	78,6 (2,40)	44,4 (2,63)	14,4 (1,83)	3,7 (0,85)	17,5 (1,23)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XI. — Même chose que le tableau X, pour les Platysteirinés.

Espèces	N	AP	Bec %				Tarse %	Queue %	≠ RP — pte aile %			
			L/AP	l/L	h/l	h/L			1	2	3	10
Hyliota violacea	5	76,6	20,1 (0,60)	40,2 (2,51)	68,4 (10,00)	27,3 (2,52)	24,4 (0,81)	53,7 (1,11)	52,7 (2,20)	6,4 (0,74)	0,5 (0,54)	25,0 (1,13)
Megabyas flammulatus	10	88,0	25,9 (0,97)	37,9 (2,00)	71,7 (5,46)	27,2 (2,33)	18,1 (0,85)	70,0 (1,92)	36,8 (2,38)	8,4 (1,14)	1,7 (0,41)	18,7 (1,06)
Blas musicus	12	87,4	25,7 (1,00)	41,5 (2,58)	63,9 (4,31)	26,5 (1,92)	15,9 (0,54)	56,7 (2,52)	40,7 (1,37)	11,2 (0,98)	1,9 (0,46)	15,8 (0,76)
Batis minima	7	47,9	25,0 (0,92)	43,4 (3,69)	71,8 (10,72)	31,0 (3,62)	25,8 (1,30)	63,7 (3,20)	41,4 (2,57)	11,6 (2,21)	2,3 (0,78)	12,0 (2,15)
Batis poensis	11	50,3	27,0 (0,77)	41,4 (1,71)	66,4 (8,13)	27,4 (2,73)	28,0 (0,90)	60,0 (2,36)	38,3 (2,16)	10,1 (1,81)	7,8 (0,77)	14,2 (1,43)
Platysteira cyanea	10	64,3	26,2 (0,91)	41,1 (3,74)	64,4 (6,96)	26,3 (2,05)	30,2 (0,90)	74,2 (1,42)	39,3 (2,37)	14,4 (1,70)	5,7 (0,82)	12,7 (1,82)
Diaphorophyia castanea	25	58,7	25,2 (1,18)	44,4 (2,19)	58,5 (5,14)	26,0 (2,22)	26,2 (0,73)	43,5 (0,73)	37,8 (2,19)	12,1 (1,63)	5,3 (1,30)	10,5 (1,08)
Diaphorophyia tonsa	14	54,3	26,2 (1,06)	42,9 (2,18)	57,4 (4,59)	26,4 (2,17)	27,4 (0,65)	40,9 (1,54)	38,8 (1,87)	13,3 (1,45)	4,2 (1,14)	14,4 (1,22)
Diaphorophyia chalybea	13	52,1	28,1 (1,02)	45,5 (2,90)	49,5 (4,43)	22,5 (1,94)	33,4 (1,01)	45,1 (1,29)	35,1 (2,04)	15,6 (0,99)	6,6 (1,40)	8,5 (0,74)
Diaphorophyia concreta	9	59,3	24,5 (0,70)	41,7 (1,97)	63,7 (4,79)	26,5 (1,65)	28,2 (0,45)	45,5 (0,56)	44,9 (2,22)	15,5 (1,79)	4,1 (0,90)	15,0 (0,62)

TABLEAU XII. — Comme le tableau X, pour les Monarchinés. Pour les définitions des longueurs de queue, cf. tableau IX.

Espèces	N	AP	Bec %				Tarse %	Queue %			≠ RP — pte aile %			
			L/AP	l/L	h/l	h/L		l/AP	1+2/AP	2/1+2	1	2	3	10
Erythrocercus mccalli	12	48,0	22,2 (1,17)	47,5 (3,75)	55,6 (8,73)	26,2 (3,01)	32,0 (0,74)	71,7 (3,02)	90,3 (2,27)	20,6 (2,52)	44,3 (2,36)	18,0 (2,00)	5,1 (1,26)	10,1 (1,36)
Elminia longicauda	12	64,2	19,9 (0,73)	45,2 (4,03)	44,1 (7,57)	19,8 (2,76)	24,4 (1,02)	77,8 (3,39)	106,9 (3,77)	27,2 (2,01)	45,4 (1,41)	17,1 (1,60)	4,2 (0,86)	17,1 (1,55)
Trochocercus nigromitratus	12	60,8	24,4 (1,25)	43,7 (2,14)	46,7 (4,30)	20,4 (1,86)	26,1 (0,80)	75,0 (3,15)	93,6 (3,68)	19,8 (2,14)	44,2 (2,65)	18,0 (2,50)	5,9 (1,47)	15,3 (1,42)
Trochocercus nitens	11	64,2	23,3 (0,85)	42,2 (2,48)	61,5 (5,42)	25,9 (1,75)	25,3 (0,79)	82,7 (2,64)	104,4 (1,89)	20,4 (1,66)	45,5 (1,77)	23,1 (1,92)	8,0 (0,90)	12,3 (0,93)
Terpsiphone rufiventer	12	77,5	25,2 (0,82)	39,9 (2,50)	62,3 (3,76)	24,8 (1,93)	19,7 (0,59)	82,2 (2,95)	98,5 (3,24)	16,5 (2,44)	45,5 (2,15)	20,5 (1,93)	5,4 (1,10)	17,3 (1,28)
Terpsiphone viridis	28	78,3	23,8 (1,08)	39,5 (3,73)	63,8 (7,02)	25,1 (2,34)	19,3 (0,88)	85,2 (2,67)	105,4 (6,28)	18,9 (5,13)	45,1 (2,21)	19,5 (1,78)	5,1 (1,34)	17,7 (1,15)
Terpsiphone batesi	10	74,8	25,7 (1,35)	38,9 (2,19)	63,9 (4,41)	24,9 (2,78)	19,9 (0,56)	82,6 (0,93)	101,3 (4,20)	18,4 (3,10)	45,8 (2,25)	21,1 (2,33)	5,6 (1,20)	17,7 (0,92)

Source : MNHN, Paris

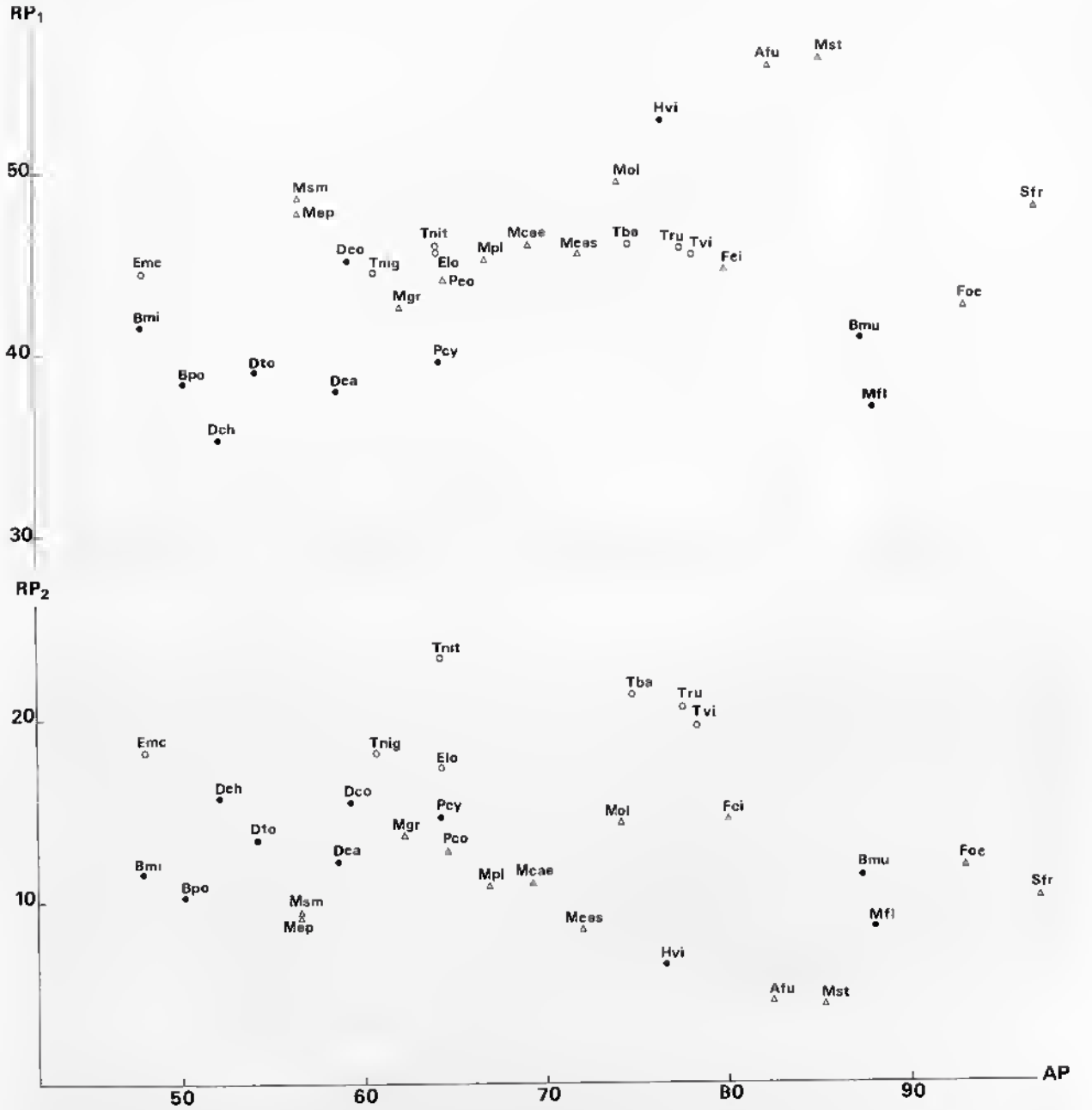


FIG. 15. — Allongement relatif de l'aile chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon. En ordonnée : différence de longueur entre la pointe de l'aile et la rémige primaire considérée, exprimée en % de la longueur d'aile pliée (= A_1, cf. texte). En abscisse : longueur d'aile pliée. Triangles évidés : Muscicapinés ; cercles pleins : Platysteirinés ; cercles évidés : Monarchinés. Rémiges primaires concernées : en haut, la première (RP_1) ; en bas, la seconde (RP_2).

Source : MNHN, Paris

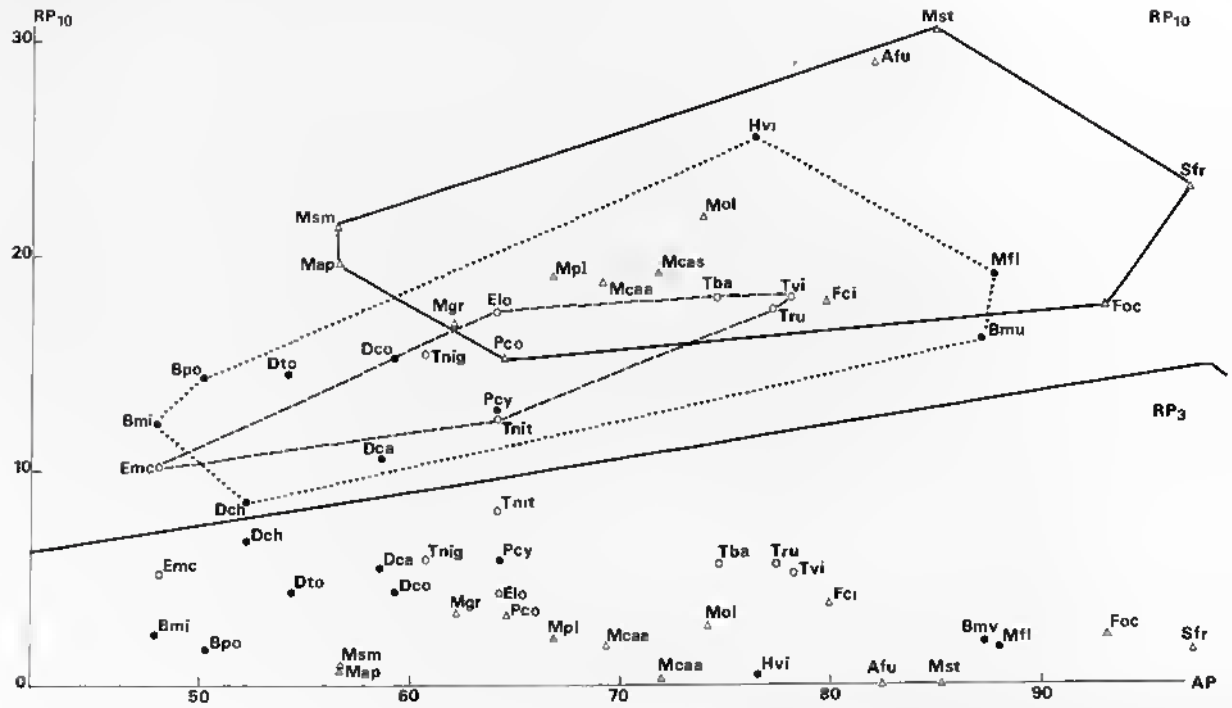


FIG. 16. — Même chose que fig. 15 mais pour la 3e rémige primaire (RP_3, en bas) et la 10e (RP_{10}, en haut). Le graphique du haut donne une image globale de l'allongement de l'aile, chez les Muscicapinés (trait plein), les Platysteirinés (trait en pointillé) et les Monarchinés (trait en tireté).

Dans un premier temps nous avons exprimé la différence (d) de longueur entre la pointe de l'aile (la plus grande rémige primaire) et la rémige primaire étudiée, proportionnellement á l'aile pliée (AP) : $A_1 = 100d/AP$. Cet indice nous donne une image de la contribution de l'allongement des rémiges primaires á celui de l'aile (cf. tableaux VII á XII et fig. 15 et 16) : á longueur d'aile égale, l'allongement est plus ou moins important.

Nous constatons que, d'une maniére générale, les Muscicapinés ont une aile plus allongée et moins large (puisque RP_{10} traduit également la largeur de l'aile) que les Platysteirinés et que les Monarchinés mais que des différences existent au sein de chaque sous-famille. Il convient donc d'éliminer, ou du moins d'atténuer l'effet de taille.

Pour traduire l'allongement des rémiges primaires par rapport á la taille de l'oiseau (A_2), nous avons exprimé la différence de longueur (d) entre la pointe de l'aile et la pointe de la rémige primaire considérée, par rapport á la longueur de la rémige primaire interne (RP_{10}) selon la formule : $A_2 = 100d/RP_{10}$. Les tableaux XII á XV et la fig. 17 rendent comptent des valeurs trouvées.

La flottabilité dépendant de la charge alaire, rapport de la surface portante au poids (Hartman (1961) en définit l'indice comme la racine carrée de la surface alaire sur la racine cubique du poids), une corrélation entre l'allongement de l'aile et la variation de la taille matérialisée ici par RP_{10}, serait logique. De ce fait, nous trouvons des coefficients de corrélation $r_s = + 0{,}334$ pour l'ensemble des espéces, + 0,055 pour les Muscicapinés, + 0,263 pour les Platysteirinés et + 0,795 pour les Monarchinés, mais seul ce dernier est statistiquement significatif. Il apparaît donc que les variations de taille ne sont pas suffisantes dans la série des espéces étudiées pour justifier de notables modifications dans l'allongement relatif de l'aile. Les causes des différences observables, seraient dor c á rechercher dans les divers types de vol et de modalité de déplacement.

Nous remarquerons que, chez les Platysteirinés, 8 espéces sur 10 ont un allongement relatif de l'aile inférieur á 20 %, contre 1 sur 13 chez les Muscicapinés et 3 sur 7 chez les Monarchinés. Ces proportions, comparées par le test de probabilité exacte de Fischer (cf. Siegel 1956), sont significativement trés différentes ($P < 0{,}005$) entre les Platysteirinés et les Muscicapinés, mais non entre aucun de ceux-ci et les Monarchinés. Les ailes sont donc globalement d'une ellipse beaucoup moins allongée chez les

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XIII. — Mesure (en mm) de la 10e rémige primaire (RP_{10}) et mesures relatives (en % de RP_{10}) de l'allongement de l'aile, de la longueur du tarse (T), de la queue (Q) et du bec (B) chez les Muscicapinés du Nord-Est du Gabon. La colonne N indique le nombre de spécimens mesurés. Les noms des espèces ont été abrégés en utilisant les codes des fig. 6-8.

Sp	N	RP_{10}	pte aile RP_{10} %	T %	Q %	B %
Mst	7	59,8 (2,35)	42,6 (2,06)	24,3 (0,87)	98,0 (1,13)	27,8 (1,35)
Mcas	11	58,3 (1,39)	23,3 (1,63)	24,2 (0,45)	94,9 (2,28)	28,4 (0,99)
Msm	17	44,5 (1,21)	27,0 (1,65)	25,4 (1,39)	80,9 (2,31)	25,6 (1,12)
Mep	13	45,4 (1,31)	24,3 (2,38)	25,5 (1,02)	85,8 (3,63)	24,9 (1,04)
Mol	6	58,2 (3,50)	27,4 (1,21)	28,8 (1,10)	96,4 (2,63)	24,2 (0,94)
Mcae	11	56,4 (1,54)	22,7 (0,89)	27,8 (0,90)	86,8 (1,70)	25,4 (1,15)
Mgr	9	51,7 (1,32)	20,3 (1,97)	32,3 (0,97)	95,4 (1,81)	28,7 (1,07)
Mpl	12	54,2 (1,76)	23,3 (1,56)	32,8 (1,23)	109,1 (2,97)	27,0 (1,19)
Pco	14	54,8 (1,21)	17,7 (1,60)	28,2 (0,84)	95,3 (3,10)	25,5 (1,05)
Afu	12	59,0 (1,70)	39,6 (1,84)	22,1 (0,89)	80,2 (1,26)	18,4 (0,75)
Sfr	12	75,0 (1,81)	29,3 (1,30)	26,4 (0,94)	103,9 (2,75)	20,5 (1,00)
Foc	13	77,0 (2,25)	20,7 (1,46)	30,2 (1,07)	90,7 (2,58)	26,2 (1,10)
Fci	11	65,9 (2,21)	21,2 (1,81)	29,8 (1,68)	95,4 (2,71)	26,1 (1,29)

TABLEAU XIV. — Comme le tableau XIII, pour les Platysteirinés.

Sp	N	RP_{10}	pte aile RP_{10} %	T %	Q %	B %
Hvi	5	57,4 (1,67)	33,4 (2,02)	32,5 (1,16)	71,7 (2,36)	26,8 (1,01)
Mfl	10	71,5 (3,02)	23,0 (1,62)	22,3 (1,27)	86,1 (2,50)	31,8 (1,31)
Bmu	12	73,6 (1,66)	18,7 (1,07)	18,9 (0,72)	67,2 (2,98)	30,5 (1,24)
Bmi	7	42,0 (1,02)	14,0 (2,73)	29,4 (1,62)	72,6 (4,66)	28,5 (1,39)
Bpo	11	43,1 (1,34)	16,6 (1,95)	32,5 (1,19)	70,0 (3,14)	31,5 (0,97)
Pcy	10	56,0 (1,02)	14,7 (1,77)	34,7 (0,93)	85,1 (2,03)	30,1 (0,96)
Dca	25	52,5 (1,22)	11,8 (1,34)	29,3 (0,85)	48,7 (0,90)	28,2 (1,31)
Dto	15	46,4 (1,42)	16,9 (1,68)	32,0 (0,87)	47,9 (1,70)	30,5 (1,42)
Dch	13	47,7 (1,23)	9,3 (0,89)	36,5 (1,28)	49,3 (1,50)	30,7 (1,31)
Dco	9	50,4 (0,84)	17,7 (0,87)	33,2 (0,46)	53,6 (0,77)	28,9 (0,73)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XV. — Comme le tableau XIII, pour les Monarchinés.

Sp	N	RP_{10}	pte aile RP_{10} %	T %	Q_{1+2} %	B %
Emc	12	43,1 (1,00)	11,2 (1,69)	35,6 (1,14)	100,5 (2,63)	24,6 (1,29)
Elo	12	53,2 (1,25)	20,2 (2,24)	29,4 (0,94)	129,0 (3,44)	24,0 (0,80)
Tnig	12	51,5 (1,86)	18,1 (1,99)	30,8 (0,99)	110,5 (4,69)	28,8 (1,51)
Tnit	11	56,2 (1,48)	14,1 (1,23)	28,9 (0,99)	119,2 (2,18)	26,7 (1,08)
Tru	12	63,9 (1,22)	21,3 (1,90)	23,9 (0,75)	119,8 (4,96)	30,6 (0,88)
Tvi	28	64,4 (1,89)	21,5 (1,70)	23,5 (1,07)	128,8 (7,98)	28,8 (1,32)
Tba	10	61,5 (2,14)	21,5 (1,38)	24,2 (0,82)	123,3 (5,15)	31,3 (1,71)

Platysteirinés que chez les Muscicapinés, les Monarchinés occupant une position intermédiaire.

Il est intéressant de noter que :

— Chez les Muscicapinés : *M. striata* et *A. fuliginosa* ont des ailes particuliérement allongées et étroites ; *P. comitatus, M. griseigularis* et les *Fraseria* ont une aile proportionnellement courte et large.

— Chez les Platysteirinés : *H. violacea* se distingue par son aile étroite et allongée. *M. flammulatus* a une aile plus allongée que *B. musicus, Platysteira, Batis* et *Diaphorophyia*. On remarquera aussi que *D. chalybea* et *D. castanea* ont l'aile plus courte et plus large que *Platysteira, Batis, D. tonsa* et *D. concreta*.

— Chez les Monarchinés : *T. nitens, T. nigromitratus* et surtout *E. mccalli* ont une aile proportionnellement plus courte et plus large que les autres.

Très souvent, l'allongement relatif de l'aile s'accompagne d'une modification de forme : l'aile devient plus pointue. Une aile sera d'autant plus arrondie que : la pointe de l'aile sera constituée par une rémige primaire plus interne, les différences entre la pointe de l'aile et la RP_3, la RP_2 et la RP_1 seront proportionnellement et respectivement plus grandes, plus grandes et plus faibles.

Les données des tableaux VII à XV et les figs. 15 et 16 soulignent bien que les ailes des espéces énoncées plus haut comme étant plus allongées sont également plus pointues. On remarquera toutefois que les Monarchinés ont tous pratiquement la même forme de l'aile qui est plus nettement arrondie que chez les Platysteirinés et, surtout, que chez les Muscicapinés.

Notons aussi que les trois rémiges primaires les plus externes sont nettement plus étroites sur toute leur longueur que les autres chez *Hyliota, Batis, Platysteira* et *Diaphorophyia*. Ce caractére pourrait être mis en rapport avec les claquements rythmiques d'ailes au cours de certains comportements agonistiques et sexuels, au moins dans les trois derniers genres cités, mais pourrait être lié á des contraintes différentes lors du vol manœuvrier á petite vitesse (diminution des turbulences en bout d'aile pour augmenter la portance).

Pour finir, nous insisterons sur la cambrure trés accusée (forte convexité) de l'aile des Platysteirinés et sur les échancrures trés marquées de l'extrémité de l'aile, dues aux émarginations des vexilles des rémiges, qui caractérisent les espèces á aile arrondie. Ces particularités sont importantes pour la flottabilité et la manœuvrabilité lors du vol, notamment en augmentant la force ascensionnelle en bout d'aile aux faibles vitesses et en limitant les pertes de puissance lors des décollages répétés (cf. Savile 1957 et Brown 1963).

c) *La variation des mesures alaires chez les mâles* T. viridis

Nous avons ordonné 24 mâles de notre région d'étude selon leur type de coloration sur le gradient plumage gynémorphique → plumage trés blanc. Nous avons cherché á savoir si la variation de coloration ne s'accompagnait pas d'une augmentation de la taille. Dans un premier temps, nous avons testé la corrélation entre le rang de coloration et celui de longueur d'aile pliée, le coefficient de Spearman obtenu est de + 0,360 ($P < 0,05$). Comme nous l'avons souligné plus haut, la longueur de la RP_{10} étant un meilleur indicateur de la taille, nous avons donc calculé un autre coefficient

Source : MNHN, Paris

de corrélation en remplaçant AP par RP_{10} : r_s = + 0,386 ($P < 0,05$). L'augmentation de taille des mâles concomitante de leur différenciation phénotypique est donc bien réelle. Nous n'avons pas trouvé la corrélation significative (r_s = + 0,138 ; $P > 0,05$) entre la phase de coloration et l'allongement relatif de l'aile (différence entre la pointe de l'aile et celle de RP_{10} exprimée en % de RP_{10}) qui aurait pu suggérer que, parallèlement á leur accroissement de taille, les mâles de phase blanche auraient eu, proportionnellement aux autres, une aile plus allongée, indice de plus grande mobilité.

3) Queue
(tableaux VII à XV et fig. 17 et 18)

L'importance fonctionnelle de la longueur et de la disposition des rectrices est indéniable car ces plumes jouent un rôle dans la sustentation et la manœuvrabilité lors du vol (gouvernail pour les changements de direction, contrôle des trois axes de rotation du corps) : pour une aile elliptique, comme c'est le cas ici, la manœuvrabilité sera accrue par l'allongement des rectrices ; en revanche, leur raccourcissement facilitera les départs rapides. Elles entrent également en jeu lors des comportements alimentaires et dans les systèmes de communication visuelle.

a) *Longueur relative*

La longueur de la queue est connue pour croître proportionnellement à l'augmentation de la taille de l'oiseau. La fig. 17 rend compte de la variation de la longueur relative des rectrices (exprimée en % de RP_{10}) en fonction de la taille (RP_{10} étant utilisé comme indice de référence). La corrélation de rang de Spearman donne un coefficient r_s = + 0,343 ($P < 0,05$) pour l'ensemble des espèces, suggérant que, à mesure que la taille des espèces augmente, la

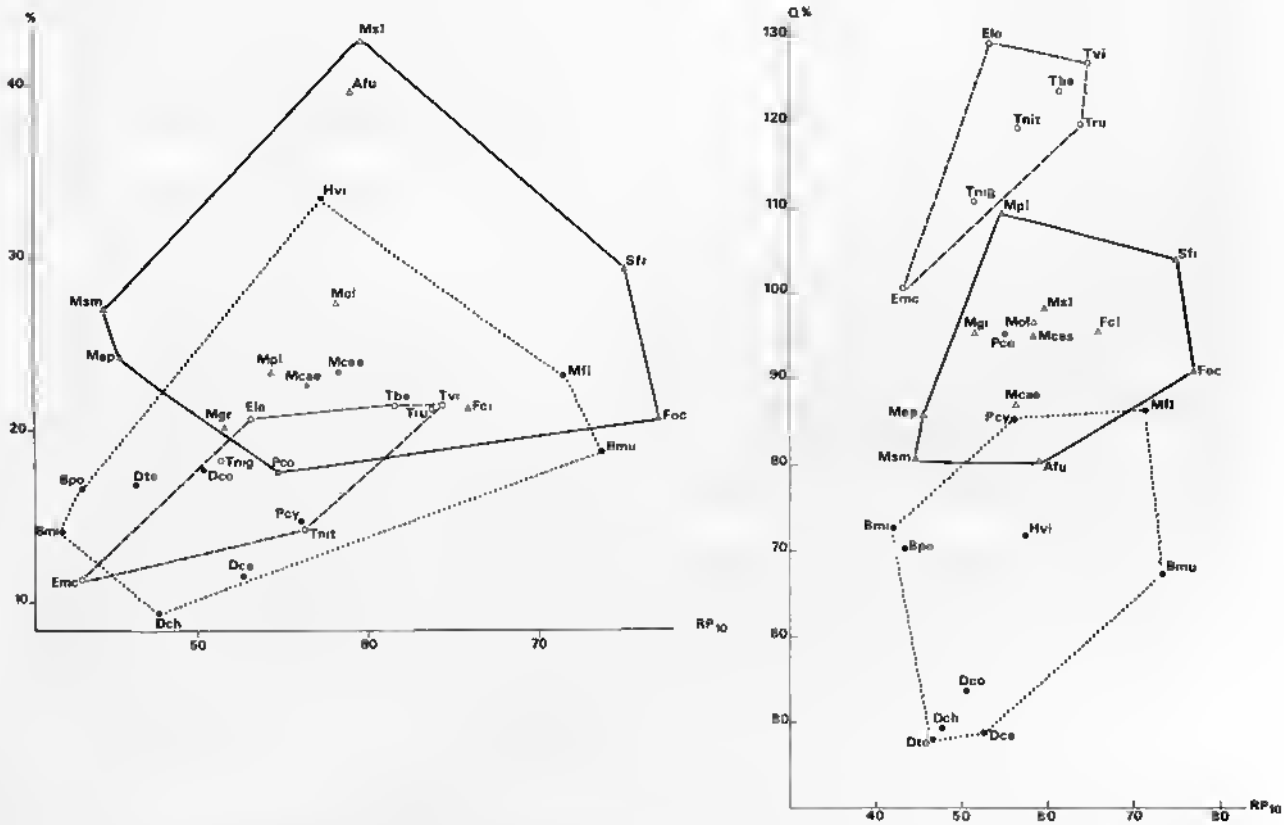


FIG. 17 — En haut : allongement relatif de l'aile, par rapport à la taille, chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon. En ordonnée : différence de longueur entre la pointe de l'aile et la pointe de la 10e rémige primaire (RP_{10}), la plus interne, exprimée en % de la longueur de la 10e rémige primaire (= A_2, cf texte). En abscisse : taille matérialisée par RP_{10}.

En bas : longueur relative des rectrices (Q%) par rapport à la taille (RP_{10}) chez les gobe-mouches du nord-Est du Gabon. Les symboles utilisés sont les mêmes que ceux de la fig. 16.

Source : MNHN, Paris

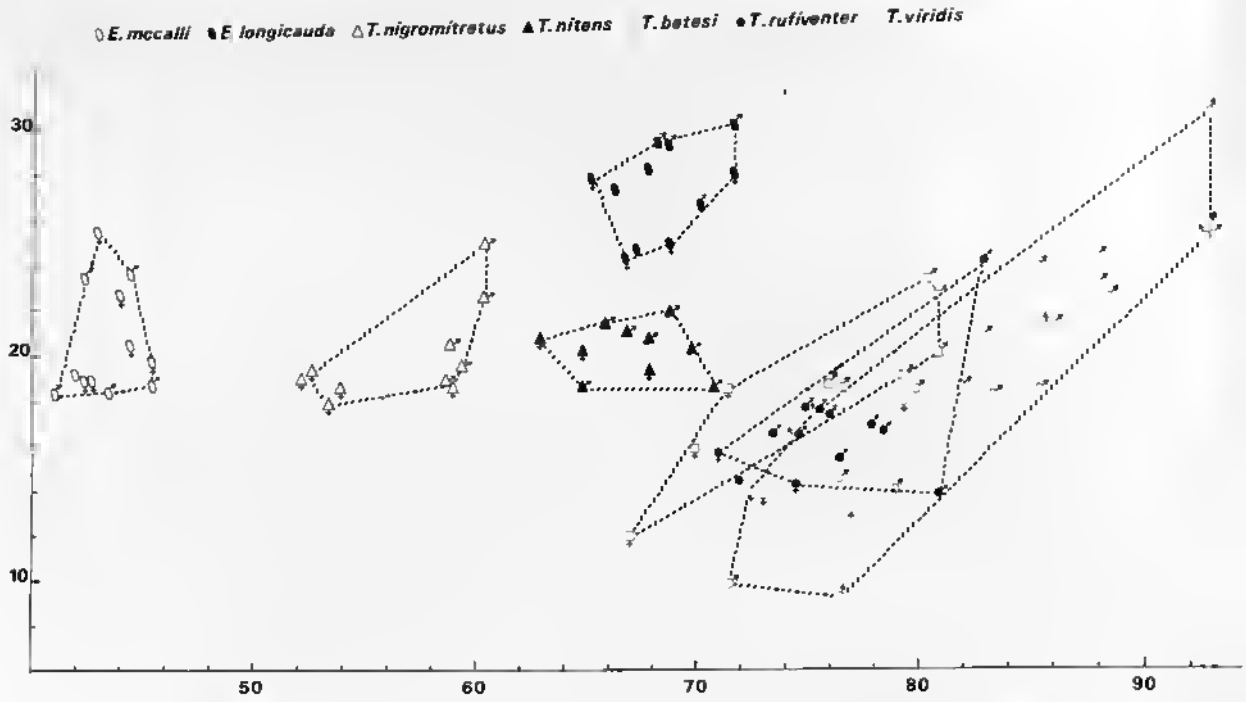


FIG. 18. — Étagement des rectrices chez les Monarchinés. En ordonnée : arrondi de la queue (Q_2/Q_{1-2} %, cf. tableaux IX, XII) ; en abscisse longueur des rectrices submédianes (Q_{1-2}).

longueur de la queue s'accroît mais selon une proportion toujours plus grande. Cette constatation ne tient toutefois plus si l'on analyse séparément les sous-familles, les coefficients de corrélation ne sont plus significatifs : $r_s = + 0{,}236$ ($P > 0{,}1$) pour les Muscicapinés, $r_s = + 0{,}285$ ($P > 0{,}1$) pour les Platysteirinés, $r_s = + 0{,}607$ ($P > 0{,}05$) pour les Monarchinés. À l'intérieur de chaque sous-famille, la taille n'interviendrait pas dans l'allongement relatif des rectrices. En d'autres termes, si une espèce donnée présente, par rapport à une autre espèce de la même sous-famille mais plus petite qu'elle, une queue proportionnellement plus longue, la différence ne serait pas due à un effet d'accroissement de la taille.

On remarquera que, d'une manière générale, les Monarchinés ont les rectrices relativement très longues alors que les Platysteirinés les ont très courtes, par rapport aux Muscicapinés. Des différences notables existent entre les espèces d'une même sous-famille :

— Chez les Muscicapinés : *M. plumbeus* et *S. fraseri* ont une queue proportionnellement plus grande que celle des autres espèces alors que *A. fuliginosa, M. sethsmithi, M. epulata* et *M. caerulescens* l'ont plus courte.

— Chez les Platysteirinés : *M. flammulatus* et *P. cyanea* ont la queue relativement grande alors qu'elle est particulièrement courte chez les *Diaphorophyia*.

— Chez les Monarchinés : *T. nigromitatus* et surtout *E. mccalli* ont des rectrices relativement courtes.

b) *Étagement des rectrices*

Chez les Platysteirinés les rectrices sont toutes de la même longueur. Chez les Muscicapinés il en va pratiquement de même, parfois les plumes centrales sont légèrement plus brèves que les externes. À noter toutefois chez les *Myioparus* un début d'étagement plus marqué chez *plumbeus* que chez *griseigularis* : les plumes se raccourcissent selon un mode centrifuge mais la réduction est négligeable par rapport à ce qui se passe chez les Monarchinés.

Chez ceux-ci l'étagement des rectrices (tableaux IX, XII), qui se traduit par une importante différence de longueur allant croissant des plumes centrales aux externes, est particulièrement développé, tant chez les mâles que chez les femelles (cf. fig. 18). Toutefois, chez les *Trochocercus* mais surtout chez *Elminia* et les *Terpsiphone*, l'étagement est nettement plus prononcé chez les mâles, en relation avec le dimorphisme sexuel qui fait que les mâles adultes des deux derniers genres nommés présentent des rectrices médianes plus allongées que

Source : MNHN, Paris

chez les femelles et les mâles immatures. Ce caractére trouve sa manifestation extrême chez *T. viridis* dont la traîne caudale peut atteindre 15 cm de long. L'éventail des rectrices déployées est plus ellipsoïde ou arrondi chez *Erythrocercus* et *Trochocercus* que chez *Elminia* et *Terpsiphone* où il apparaît plutôt cunéiforme. Les longs brins des rectrices étant trés souvent usés ou cassés, nous n'avons pas pu statistiquement établir de corrélation entre leur longueur et la phase de coloration chez les mâles de *T. viridis* bien qu'il nous semble fort que cette ornementation soit d'autant plus accusée que les individus soient plus blancs.

En revanche, nous avons établi, en utilisant le coefficient de corrélation de rang de Spearman, que plus les mâles de *viridis* ont de blanc dans leur plumage, plus leurs rectrices sont proportionnellement développées (corrélation phase de coloration et Q/RP_{10} % : $r_s = + 0{,}815$; $P < 0{,}0005$) et étagées (corrélation phase de coloration et $(Q_1 + Q_2)/Q_{1+2}$ % : $r_s = + 0{,}674$; $P < 0{,}0005$).

4) Tarse
(tableaux VII á XV et fig. 19)

Nous aborderons lá un autre appendice lié á la locomotion. En fait une étude fonctionnelle nécessiterait une analyse anatomique détaillée de toute la patte, notamment des rapports fémur/tibiotarse/tarsométatarse/doigts.

On retient généralement que le tarse est d'autant plus long que l'oiseau á des mœurs plus terrestres qu'arboricoles et surtout qu'il se déplace par des sauts fréquents et de grande amplitude. Les tarses les plus courts sont ordinairement associés á un mode de vie plus nettement aérien et á l'utilisation de perchoirs trés souples (cf. entre autres Dilger 1956, Grant 1966).

Le tarse varie beaucoup moins en longueur que l'aile ou la queue ; les comparaisons de mesures relatives sont donc compliquées par l'allométrie. Cela explique que, d'une maniére générale, á l'intérieur d'une espéce, la longueur relative du tarse soit liée á la taille par une corrélation négative d'autant plus forte que l'on utilise comme référence l'aile pliée au lieu de la rémige primaire la plus interne.

Si l'on considére l'ensemble des espèces, la lon-

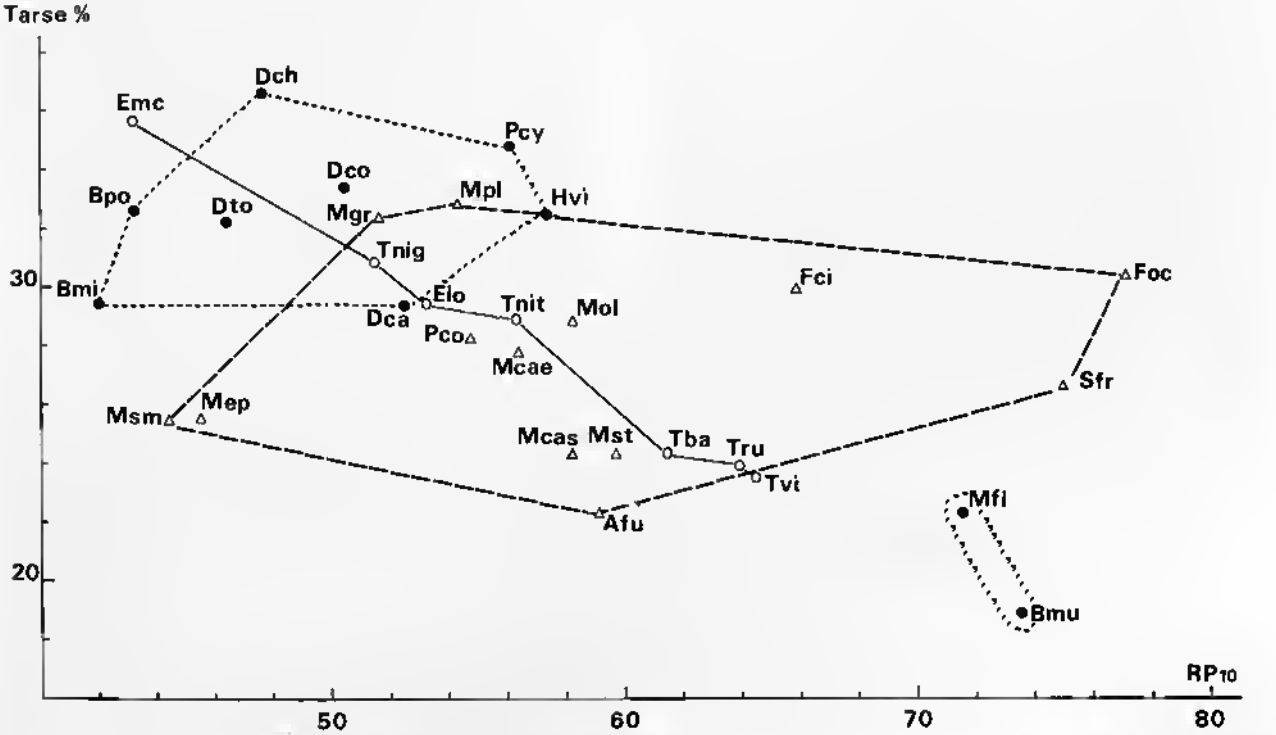


FIG. 19. — Longueur relative du tarse par rapport á la taille chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon. En ordonnée : longueur du tarse exprimée en % de la longueur de la 10e rémige primaire (RP_{10}) ; en abscisse : taille matérialisée par RP_{10}. Muscicapinés : triangles et tirets ; Platysteirines : points et pointillés ; Monarchinés : cercles et trait continu

Source : MNHN, Paris

gueur relative du tarse décroît en fonction de l'augmentation de la taille caractérisée par RP_{10} ($r_s = -0{,}561$; $P < 0{,}005$). Par contre, si l'on procède á une comparaison interspécifique au niveau des sous-familles, cela reste vrai pour les Monarchinés ($r = -1$; $P < 0{,}01$) mais ne l'est plus pour les Platysteirinés ($r_s = -0{,}321$; $P > 0{,}1$) ni pour les Muscicapinés ($r_s = -0{,}055$; $P > 0{,}1$).

Nous retiendrons que :

— Chez les Muscicapinés : *A. fuliginosa, M. cassini, M. striata, M. sethsmithi* et *M. epulata* ont des tarses relativement courts, *M. plumbeus, M. griseigularis, F. ocreata* et, dans une moindre mesure *F. cinerascens*, ont des tarses relativement longs.

— Chez les Platysteirinés : la sous-famille est divisée en deux groupes. *B. musicus* et *M. flammulatus* se distinguent nettement par leur tarse proportionnellement trés court, des autres qui, eux, présentent parmi les Muscicapidés étudiés, les plus fortes valeurs relatives. Nous remarquerons toutefois que *Platysteira* a un tarse plus long que *Batis* et que, chez les *Diaphorophyia, tonsa* et *concreta* diffèrent par leurs tarses proportionnellement plus longs que ceux de *castanea* mais plus courts que ceux de *chalybea*.

— Chez les Monarchinés : le tarse est proportionnellement trés long chez *Erythrocercus* mais trés court chez *T. viridis, rufiventer* et *batesi*.

5) Bec

L'appareil mandibulaire joue un rôle fondamental dans l'alimentation. Il est bien connu que la forme et la structure du bec dépendent des modalités de la recherche de la nourriture, de la capture, du dépeçage et de l'ingestion des proies (voir entre autres Engels (1940) sur les Mimidés, Bowman (1961) sur les Géospizinés, Schoener (1965) et Dorst (1971) pour des considérations générales). Il est généralement considéré que, chez les insectivores, le bec est d'autant plus large á la base et plat que les proies sont happées en vol. En revanche, il est d'autant plus étroit et caréné que la nourriture est « cueillie », piquée ou martelée. Les mesures de bec ont été utilisées dans un grand nombre d'études comme indice de similitude d'alimentation chez les oiseaux (cf. la synthése de Hespenheide 1973, et Wilson *et al.* 1975 entre autres). Les paramétres retenus sont en général la longueur du culmen, la hauteur aux narines et la largeur á la base : en valeurs relatives ou absolues. Leur variation a souvent été considérée comme reflétant celle des régimes alimentaires, principalement des tailles des proies et donc comme donnant une mesure de l'une des dimensions fondamentales de la niche écologique.

Nous ne discuterons pas maintenant une telle conception trés contestable (cf. Henry 1979b). Nous attirerons cependant l'attention ici sur le fait que ces trois mesures ne fournissent en réalité qu'une approximation de la forme du bec. La fig. 20 illustre combien les divers profils de becs ne sont pas entiérement réductibles á ces trois dimensions. À défaut d'une fastidieuse analyse détaillée, nous considérons cependant que ces mesures donnent une idée, certes schématique, des différences interspécifiques dans la configuration du bec.

Il n'existe pas de corrélation significative entre la longueur relative du bec et la taille des espéces (fig. 21). D'une maniére générale les Platysteirinés ont les becs proportionnellement les plus grands, les Muscicapinés les plus petits, les Monarchinés occupent une position intermédiaire. On remarquera que la variabilité interspécifique est faible chez les Platysteirinés. En revanche, chez les Muscicapinés, *A. fuliginosa* et *S. fraseri* se distinguent par leur bec relativement court, tout comme *E. longicauda* et *E. mccalli* chez les Monarchinés. La hauteur relative du bec (exprimée par rapport á la longueur du culmen) varie beaucoup (fig. 22). Chez les Muscicapinés, les espéces sont ordonnées entre *M. cassini, M. striata* á bec trés aplati et *A. fuliginosa* et *S. fraseri* á bec relativement épais. On notera chez les Platysteirinés le bec trés plat de *D. chalybea* et celui trés épais de *B. minima* et, chez les Monarchinés, le bec trés mince de *E. longicauda* et de *T. nigromitratus*.

La largeur relative est éminemment plus variable (fig. 22). Une corrélation négative la lie á la longueur du bec : $r_s = -0{,}604$ pour les Muscicapinés, $r_s = -0{,}612$ pour les Platysteirinés et $r_s = -0{,}893$ pour les Monarchinés (tous $P < 0{,}05$). On remarquera la grande variabilité chez les Muscicapinés qui donnent lieu aux valeurs extrêmes sur le gradient d'élargissement considéré globalement, pour toutes les espéces. Ainsi *S. fraseri, A. fuliginosa, M. sethsmithi, P. comitatus* et *M. epulata* se distinguent par leur bec proportionnellement trés large á la base, *F. ocreata, M. griseigularis* et *M. plumbeus* par le leur au contraire relativement étroit. Chez les Platysteirinés et les Monarchinés, la largeur du bec est moins variable.

La fig. 21 met en relation la hauteur et la largeur

Source : MNHN, Paris

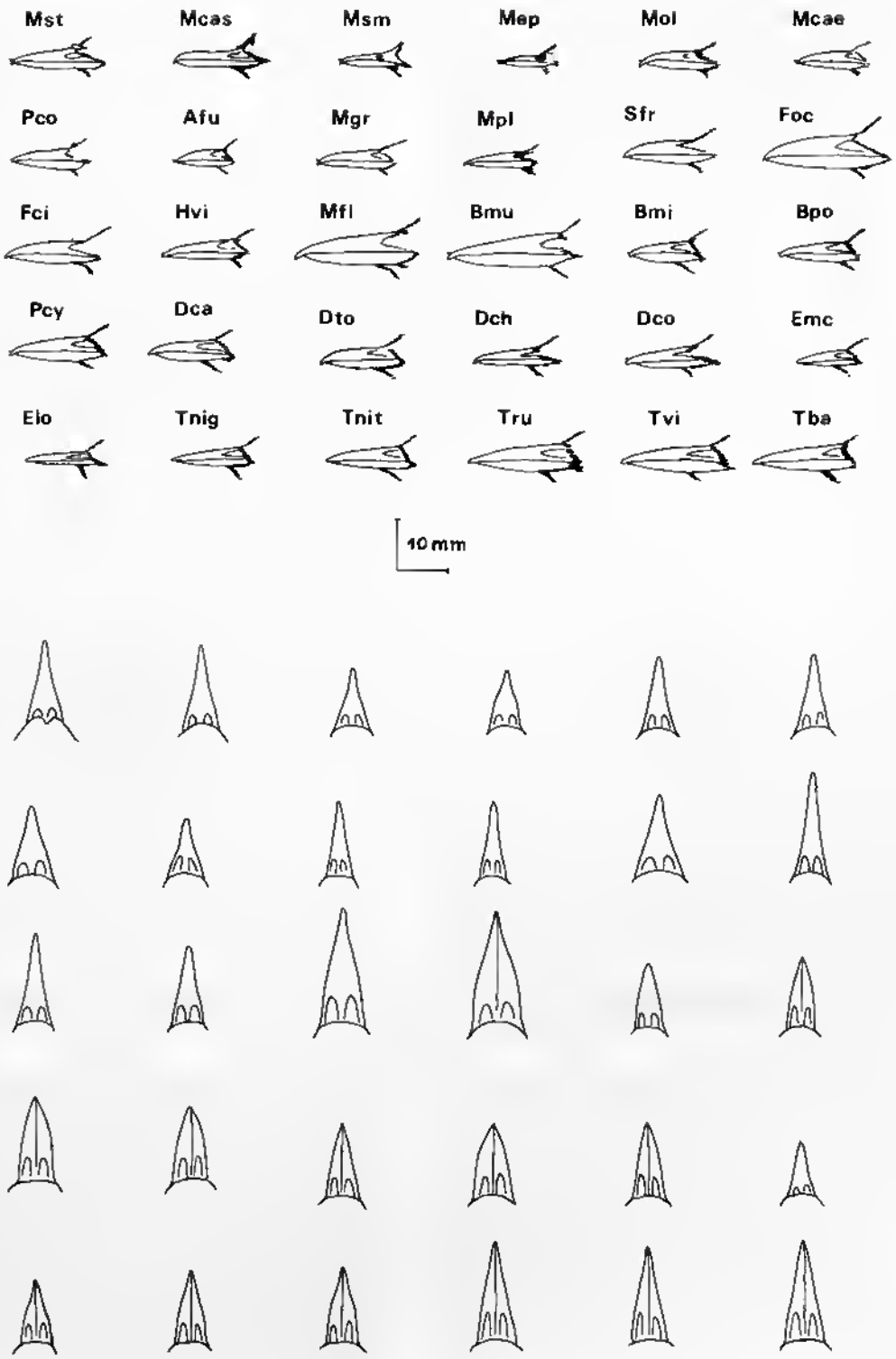


FIG. 20. — Bec des diverses espèces de gobe-mouches du Nord-Est du Gabon. Les cinq lignes du haut : vue de profil ; les cinq lignes du bas vue dorsale. les espèces sont dans le même ordre que dans les lignes du haut.

Source : MNHN, Paris

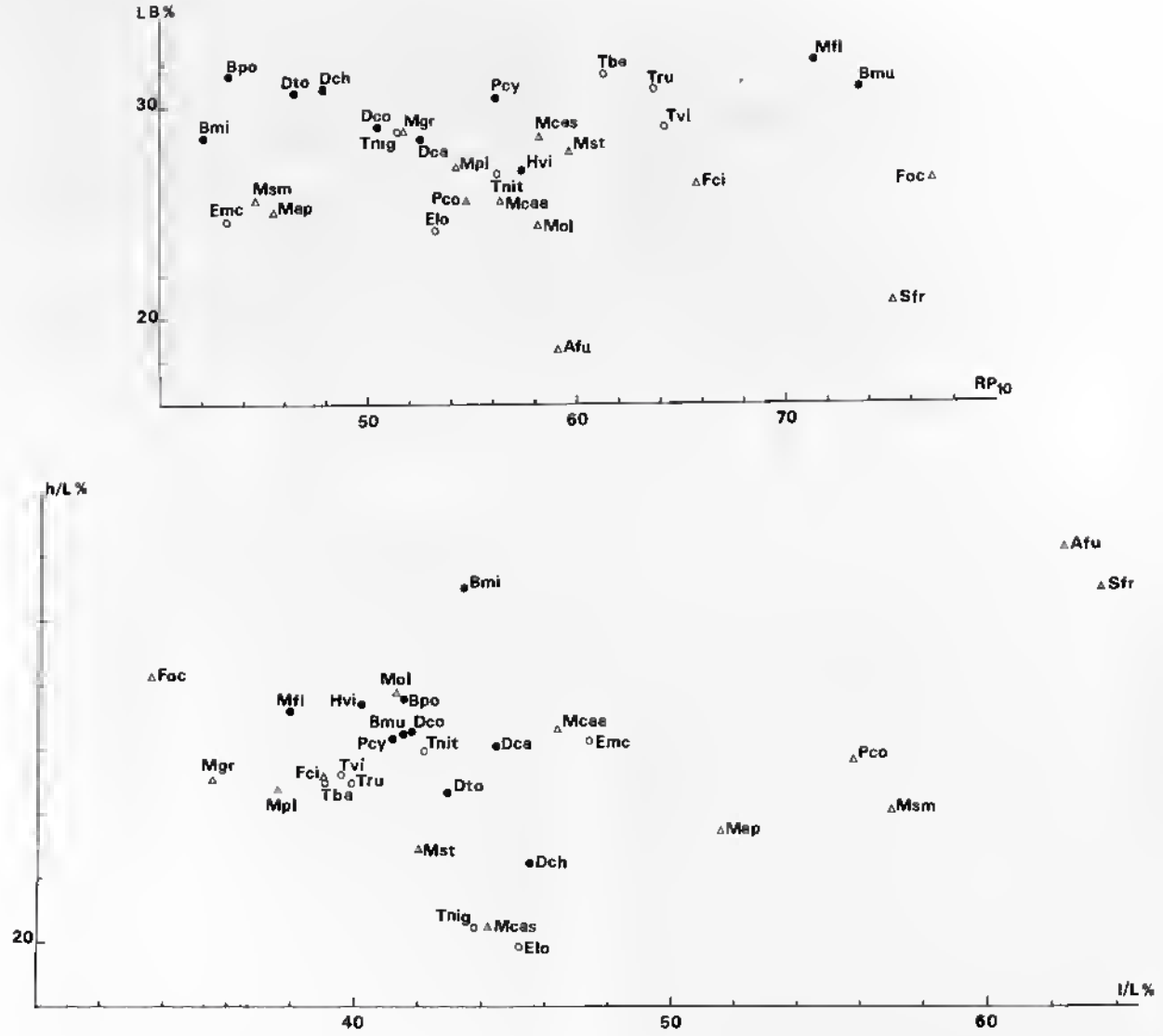


FIG. 21. — En haut : longueur relative du bec (LB%) par rapport à la taille concrétisée par la longueur de la rémige primaire la plus interne (RP_{10}). En bas : relation entre la hauteur relative (h/L%) et la largeur relative (l/L%) du bec, chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon.

relatives du bec. Elle souligne toujours la plus forte variabilité de cette dernière comparativement à la première, et aussi que toutes les espèces ont un bec comprimé dorsalement et peuvent être classées en fonction du profil transversal de celui-ci. Ainsi on voit, par exemple, que *S. fraseri* et *A. fuliginosa* ont un bec relativement très large mais également très épais, que *F. ocreata* a un bec plutôt étroit mais caréné et qu'à largeur proportionnellement égale, les becs de *E. longicauda, M. cassini* et *T. nigromitratus* diffèrent très nettement, par leur aplatissement, de celui de *B. minima*.

Une autre manière de traduire la formule de la section du bec, qui correspond à un ellipsoïde plus ou moins pyriforme (la mandibule supérieure est généralement plus épaisse que l'inférieure) est de considérer le rapport hauteur/largeur qui sera d'autant plus fort que le bec est comprimé (épais et étroit) et d'autant plus faible qu'il est déprimé (aplati et large). La fig. 23 oppose la section du bec à la taille moyenne de l'espèce (aucune corrélation significative n'est détectable). En revanche, la corrélation entre la première de ces deux variables et la longueur moyenne du bec est positive mais n'est significative que si l'on considère l'ensemble des espèces ($r_s = 0{,}403$; $P < 0{,}025$) ou les Monar-

Source : MNHN, Paris

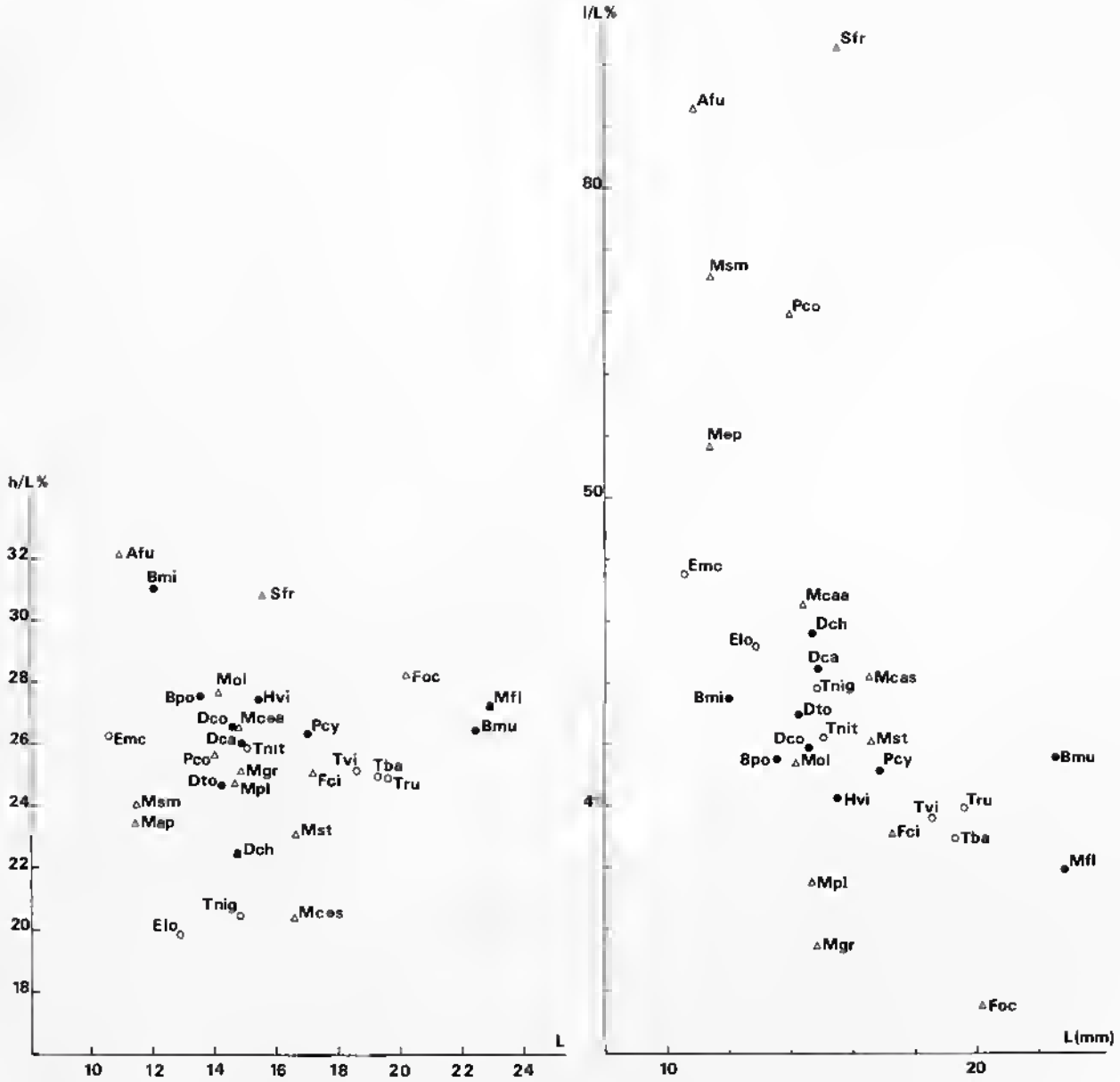


FIG. 22. — À gauche : hauteur relative du bec (h/L%) par rapport à sa longueur (L) chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon. À droite : largeur relative du bec (l/L%) par rapport à sa longueur (L).

chinés (r_s = 0,786 ; P < 0,05) mais ne l'est plus chez les Muscicapinés (r_s = 0,407 ; 0,1 > P > 0,05) et les Platysteirinés (r_s = 0,156 ; P > 0,1). La fig. 23 rend compte de cette corrélation. Elle permet d'ordonner les différentes espèces selon la forme générale du bec (longueur et profil transversal). Les Monarchinés donnent lieu à trois groupes : *(T. viridis + T. batesi + T. rufiventer + T. nitens)*, *(E. mccalli)* et *(T. nigromitratus + E. longicauda)*, correspondant à trois formes de bec différentes. Les Platysteirinés sont également divisibles en trois : *(M. flammulatus + B. musicus + H. violacea + P. cyanea + B. minima + B. poensis + D. concreta)*, *(D. castanea + D. tonsa)* et *(D. chalybea)*. Le bec de ces trois groupes est différenciable par le profil transversal, celui du premier montrant en plus une forte variation de longueur. Chez les Muscicapinés, la variabilité de la longueur du bec est certes importante mais la différenciation porte essentiellement sur le profil transversal qui est de plus en plus

Source : MNHN, Paris

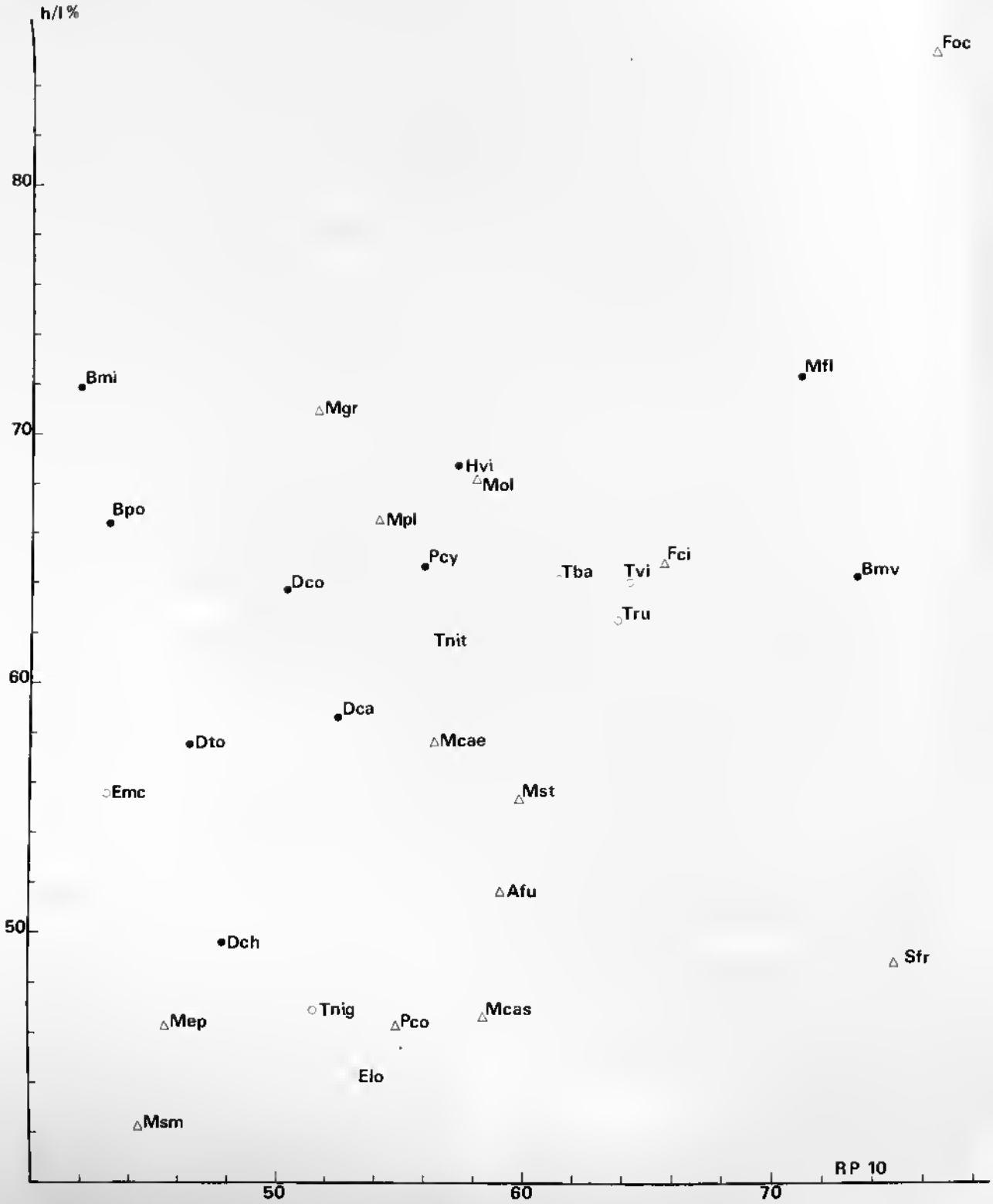
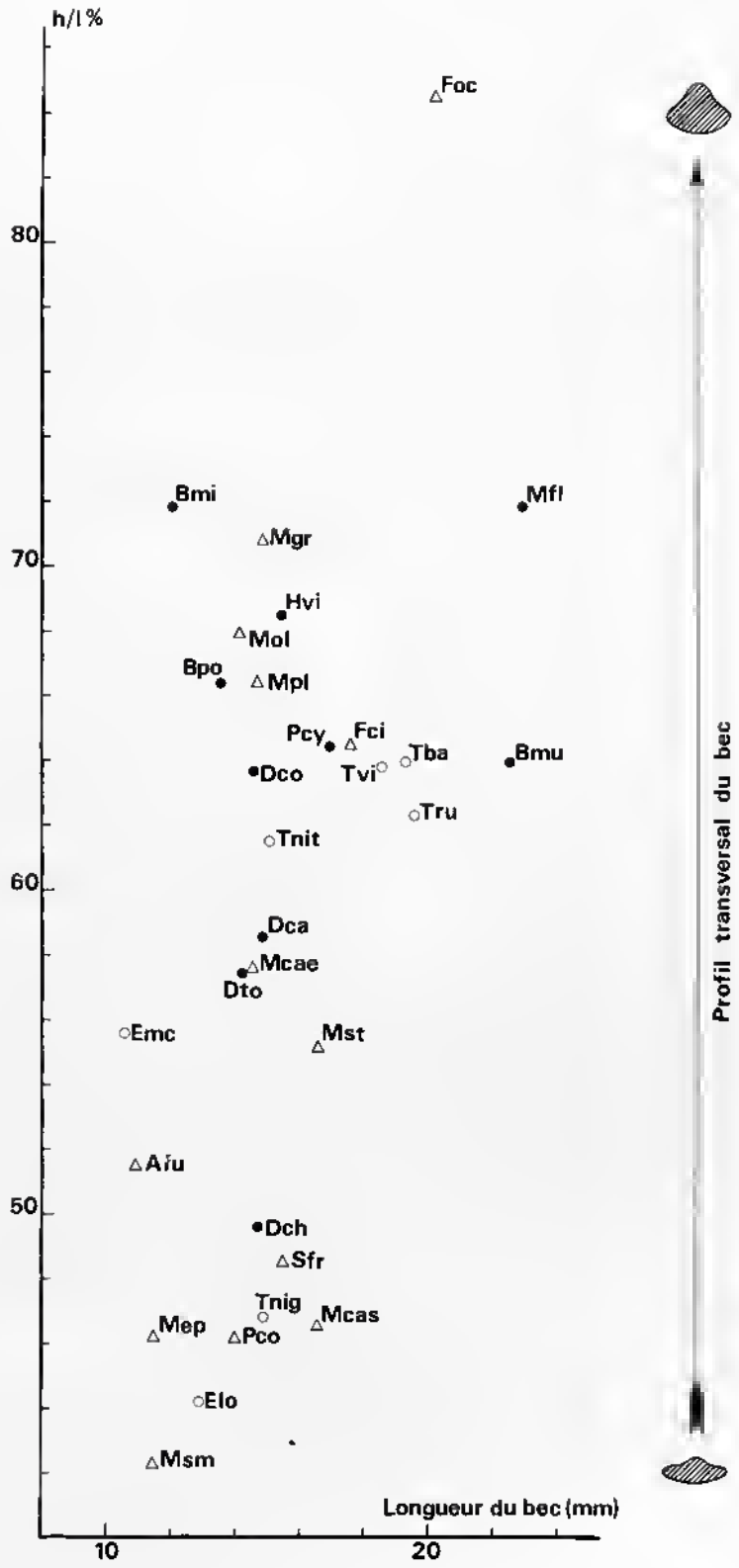


FIG. 23. — À gauche : relation entre la hauteur du bec relativement à sa largeur (h/l%, indice de forme de la section transversale du bec) et la taille exprimée par la longueur de la 10e rémige primaire (en abscisse).
À droite : relation entre le profil transversal (h/l%) et la longueur du bec chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

déprimé selon le gradient *(F. ocreata), (M. griseigularis + M. olivascens, + M. plumbeus + F. cinerascens), (M. caerulescens + M. striata), (A. fuliginosa), (S. fraseri + M. cassini + P. comitatus + M. epulata + M. sethsmithi).*

6) Indice de similitude morphologique

Dans le cadre de la théorie actuelle sur le seuil de similitude tolérable entre des espèces habitant le même milieu, il est intéressant et utile d'essayer de mesurer ou du moins de traduire le degré de similitude des diverses espèces et de rendre ainsi compte de leurs potentialités compétitives entre-elles. Nous avons donc cherché á établir un indice qui intégrerait les variables morphologiques les plus signifiantes au plan écologique : la taille de l'oiseau, la forme de son bec, l'allongement de son aile, la longueur de sa queue et de son tarse. La première traduirait la place de l'oiseau dans la communauté sur l'échelle des biomasses (á défaut des poids, nous avons employé la longueur de la rémige primaire la plus interne RP_{10}), la seconde les potentialités de capture différentielle des proies au moins au niveau de leur taille, et les autres refléteraient les facultés locomotrices et les modes de déplacement. Nous nous sommes inspiré de l'indice de similitude morphologique proposé par Ricklefs et Cox (1977) en y ajoutant d'autres variables. Le calcul de cet indice s'appuie sur celui des distances géométriques. Pour chaque variable est déterminé un indice de différence entre les espèces prises 2 á 2 selon la formule :

$$dv_{ij} = \frac{V_i - V_j}{Vmax - Vmin}$$

où v_i et v_j sont les valeurs moyennes de la variable V pour les espèces i et j et Vmax et Vmin désignent respectivement le maximum et le minimum de la variable V sur l'ensemble des espèces comparées (ici 30).

Nous pouvons ainsi définir un indice de différence globale du bec (dB) à partir de ceux de la longueur du culmen (dLB), du rapport de la hauteur á la longueur ($d\frac{h}{L}$) et du rapport de la largeur à la hauteur ($d\frac{l}{h}$) :

$$dB = \sqrt{(dLB)^2 + (d\frac{h}{L})^2 + (d\frac{l}{h})^2}$$

Un indice de différence morphologique globale (dM) peut être obtenu en incorporant les différences de taille (dRP), d'allongement relatif de l'aile (dA), de longueur relative du tarse (dT) et de la queue (dQ) :

$$dM = \sqrt{(dB)^2 + (dRP)^2 + (dA)^2 + (dT)^2 + (dQ)^2}$$

La différence morphologique est transformée en similitude pour un indice compris entre 0 (différence maximale) et 1 (similitude maximale) par l'expression :

$$S_{Mij} = \frac{dMax - dMij}{dMax}$$

Nous pouvons ainsi calculer, en prenant les 30 espèces deux á deux, $\frac{n\ (n-1)}{2} = 435$ indices.

Ces indices suivent une distribution normale (cf. fig. 24). Leurs valeurs pour la morphologie générale sont indiquées dans le tableau XVI. Il est évident que ces indices ne rendent compte que des différences entre espèces et ne révélent rien des variances spécifiques.

En utilisant la méthode de Cody (1974), nous pouvons établir un dendrogramme (fig. 24) qui visualise le degré de similitude morphologique globale des diverses espèces. Ce dendrogramme est en fait construit á partir de l'algorithme de regroupement le plus simple ($d_{h,\,ij} = 0{,}5\ d_{hi} + 0{,}5\ d_{hj}$) or il est bien connu que le dendrogramme est trés sensible á l'algorithme choisi (cf. Daget 1976). Néanmoins, il permet de mettre en évidence les paires ou les groupes d'espèces trés semblables entre elles au niveau desquelles on peut s'attendre á déceler de nettes différences éco-éthologiques dans l'occupation de l'habitat et l'utilisation de ses ressources.

Source : MNHN, Paris

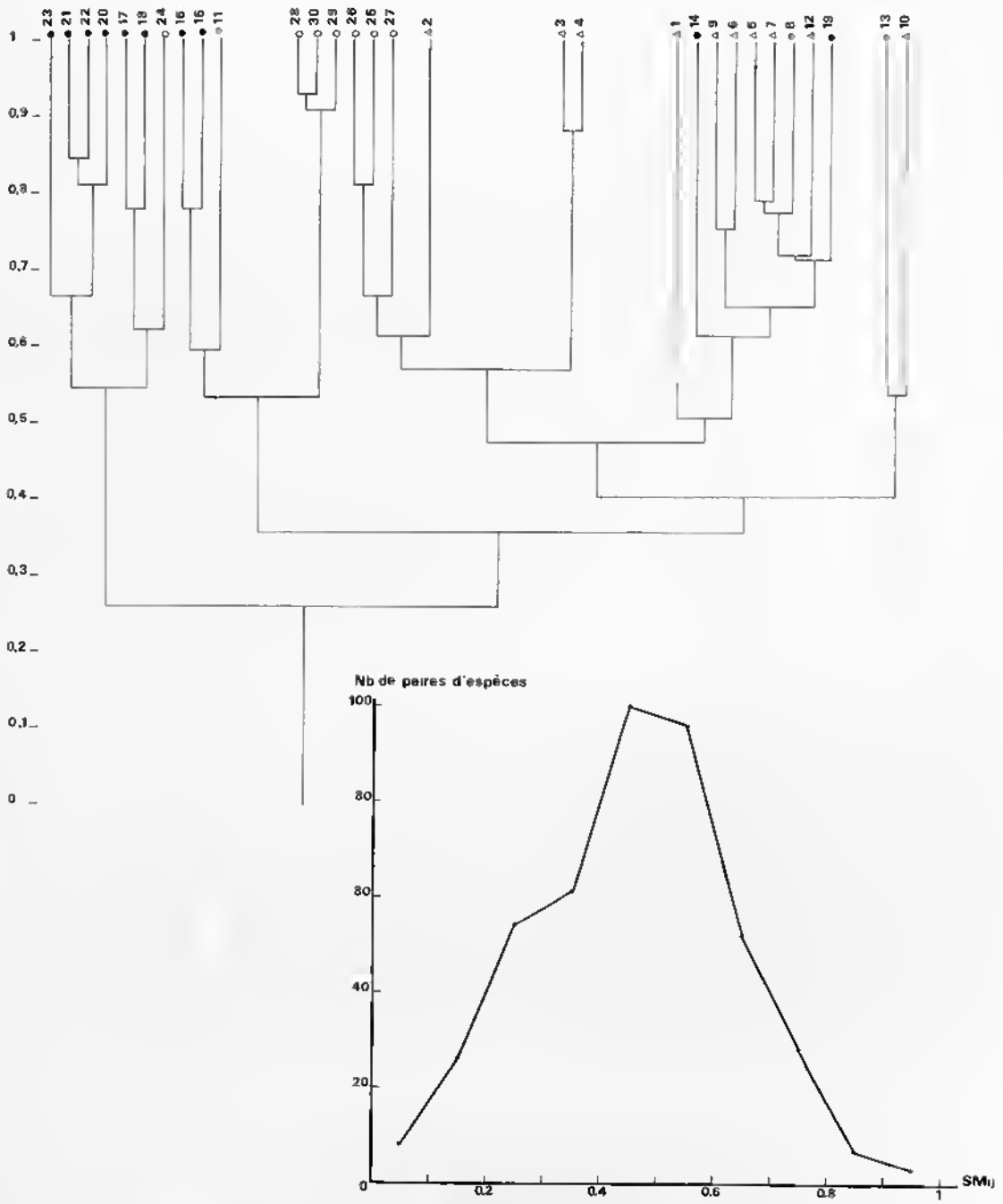


FIG. 24. — En bas : distribution de fréquence des indices de similitude morphologique obtenus en comparant les espèces deux à deux. En haut : dendrogramme montrant les relations de similitude écomorphologique entre les divers gobe-mouches du Nord-Est du Gabon. 1 = Mst, 2 = Mcas, 3 = Msm, 4 = Mep, 5 = Mol, 6 = Mcae, 7 = Mgr, 8 = Mpl, 9 = Pco, 10 = Afu, 11 = Foc, 12 = Fci, 13 = Sfr, 14 = Hvi, 15 = Mfl, 16 = Bmu, 17 = Bpo, 18 = Bmi, 19 = Pcy, 20 = Dca, 21 = Dto, 22 = Dco, 23 = Dch, 24 = Emc, 25 = Tnig, 26 = Tnit, 27 = Elo, 28 = Tru, 29 = Tvi, 30 = Tba (cf. fig. 6-8).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XVI. — Indices de similitude morphologique globale des espèces de gobe-mouches du Nord-Est du Gabon.

	Mst	Mcas	Msm	Mep	Mol	Mcae	Mgr	Mpl	Pco	Afu
Mst	1									
Mcas	0,5942	1								
Msm	0,4483	05809	1							
Mep	0,4751	0,6287	0,8864	1						
Mol	0,5692	0,4739	0,4316	0,4963	1					
Mcae	0,5654	0,6002	0,5921	0,6316	0,7769	1				
Mgr	0,4496	0,5249	0,4065	0,4911	0,7925	0,7370	1			
Mpl	0,4992	0,4996	0,4142	0,4956	0,7602	0,7203	0,7924	1		
Pco	0,4691	0,6693	0,6694	0,7178	0,6009	0,7572	0,5905	0,6093	1	
Afu	0,4593	0,2915	0,4349	0,4210	0,5153	0,5121	0,3027	0,3141	0,4138	1
Sfr	0,4675	0,4037	0,4037	0,3305	0,5532	0,5561	0,3640	0,4147	0,6590	0,5400
Foc	0,3189	0,2615	0,0421	0,1030	0,5207	0,2572	0,4596	0,4493	0,2964	0,1823
Fci	0,5373	0,5624	0,3508	0,4206	0,7352	0,7371	0,7119	0,7235	0,5992	0,3322
Hvi	0,5374	0,3940	0,4322	0,4197	0,7484	0,6900	0,6719	0,6427	0,4950	0,4569
Mfl	0,4140	0,3683	0,1093	0,1588	0,4600	0,4527	0,3748	0,3576	0,3141	0,2276
Bmu	0,3373	0,3683	0,1129	0,1537	0,3530	0,3973	0,2728	0,2405	0,2908	0,1838
Bmi	0,1956	0,2192	0,3487	0,4032	0,5523	0,5700	0,5764	0,4832	0,4498	0,3436
Bpo	0,2872	0,3373	0,4386	0,5002	0,6030	0,6494	0,7092	0,6054	0,5359	0,3115
Pcy	0,3525	0,4334	0,3734	0,4104	0,6517	0,6993	0,7856	0,7220	0,5887	0,2342
Dca	0,2909	0,4309	0,4420	0,4929	0,5225	0,6472	0,5845	0,4862	0,5696	0,2892
Dto	0,3060	0,4193	0,5117	0,5349	0,5015	0,6135	0,6006	0,5065	0,5472	0,2648
Dch	0,1590	0,3693	0,4039	0,4397	0,3268	0,4551	0,4688	0,4049	0,4935	0,0728
Dco	0,3169	0,3738	0,4135	0,4637	0,5862	0,6565	0,6703	0,5670	0,5322	0,3011
Emc	0,2003	0,3288	0,4446	0,5117	0,4924	0,5485	0,6212	0,6030	0,5810	0,1887
Elo	0,4026	0,6258	0,5272	0,5848	0,3843	0,4685	0,4282	0,5091	0,6123	0,1664
Tnig	0,4380	0,6982	0,5621	0,6313	0,4680	0,5753	0,5602	0,6101	0,7016	0,1877
Tnit	0,4172	0,5217	0,3985	0,4850	0,6852	0,7054	0,7281	0,7607	0,6654	0,2963
Tru	0,5395	0,5694	0,3138	0,3548	0,5842	0,5884	0,5350	0,5713	0,5144	0,2729
Tvi	0,5204	0,5330	0,2701	0,4309	0,5815	0,5655	0,5179	0,5677	0,4957	0,2748
Tba	0,5360	0,5537	0,2911	0,3623	0,6005	0,5921	0,5588	0,5975	0,5132	0,2717

	Sfr	Foc	Fci	Hvi	Mfl	Bmu	Bmi	Bpo	Pcy	Dca
Sfr	1									
Foc	0,4445	1								
Fci	0.5436	0,6617	1							
Hvi	0,4480	0,4857	0,6428	1						
Mfl	0,4339	0,6662	0,5886	0,4075	1					
Bmu	0,3732	0,5175	0,4853	0,3104	0,7822	1				
Bmi	0,2384	0,2434	0,3993	0,4003	0,1948	0,1455	1			
Bpo	0,2527	0,2831	0,5395	0,5975	0,2210	0,1675	0,7802	1		
Pcy	0,3844	0,5214	0,7211	0,6318	0,4051	0,3191	0,5418	0,6738	1	
Dca	0,2937	0,3381	0,5336	0,5385	0,3286	0,3467	0,5955	0,6958	0,6468	1
Dto	0,1996	0,2498	0,4799	0,5656	0,2282	0,1968	0,5930	0,7462	0,6242	0,8192
Dch	0,1199	0,1390	0,3774	0,3799	0,0907	0,0950	0,3813	0,5614	0,5534	0,6535
Dco	0,2472	0,3638	0,5524	0,6607	0,2976	0,2650	0,6409	0,8008	0,7175	0,8106
Emc	0,2212	0,1556	0,4174	0,4075	0,0637	0	0,5695	0,6737	0,5851	0,4939
Elo	0,2846	0,0922	0,4147	0,2608	0,1018	0,0533	0,1633	0,2861	0,3591	0,2605
Tnig	0,3101	0,2009	0,5298	0,3776	0,2077	0,1619	0,2768	0,4244	0,5172	0,4194
Tnit	0,4642	0,4478	0,7033	0,4863	0,4019	0,3067	0,4818	0,5375	0,6699	0,4782
Tru	0,4989	0,5425	0,7058	0,4286	0,6418	0,5211	0,2643	0,3151	0,5005	0,3458
Tvi	0,4995	0,5114	0,6691	0,3980	0,5839	0,4600	0,2523	0,2915	0,4643	0,2996
Tba	0,4765	0,5233	0,6955	0,4336	0,6071	0,4787	0,2853	0,3338	0,5075	0,3412

	Dto	Dch	Dco	Emc	Elo	Tnig	Tnit	Tru	Tvi	Tba
Dto	1									
Dch	0,7309	1								
Dco	0,8451	0,6445	1							
Emc	0,5401	0,5203	0,5498	1						
Elo	0,2895	0,3039	0,2522	0,4488	1					
Tnig	0,4526	0,4720	0,4117	0,5384	0,8032	1				
Tnit	0,4339	0,3521	0,4842	0,5821	0,5267	0,8125	1			
Tru	0,2807	0,1764	0,3265	0,2696	0,4074	0,4759	0,6635	1		
Tvi	0,2362	0,1302	0,2854	0,2683	0,4153	0,4597	0,6744	0,9143	1	
Tba	0,2835	0,1746	0,3306	0,2935	0,3956	0,4839	0,6887	0,9353	0,9239	1

Source : MNHN, Paris

RÉCAPITULATION ET CONCLUSIONS

A. — Cette analyse morphologique nous conduit à des considérations d'ordre taxinomique :

1°) *Myioparus griseigularis* et *M. plumbeus* sont congénériques, caractérisés par leur bec relativement fin et caréné, leur queue et leur tarse allongés. On pourrait fort bien ne les considérer que comme des représentants d'un sous-genre de *Muscicapa*. De fait, *griseigularis* a souvent été tenu pour un vrai *Muscicapa* alors que *plumbeus* en était séparé par sa queue relativement plus longue et étagée et, surtout, présentant du blanc latéralement, ce qui lui avait valu d'être considéré comme un Sylviiné par Vaurie (1953), puis ramené dans les Muscicapinés par le même auteur en 1957, après que l'on eut redécouvert que son plumage juvénile était tacheté.

2°) *Pedilorhynchus comitatus* est manifestement un *Muscicapa* comme l'avait déjà préconisé Vaurie (1953), suivi par White (1963). Il est aberrant par son plumage juvénile non tacheté, peut être contrairement à celui de *P. tessmani* (cf. Hall et Moreau 1970).

3°) *Artomyias fuliginosa* est un *Muscicapa* très différencié, caractérisé par un grand allongement de l'aile, une réduction de la queue et du tarse, un bec particulièrement court, large et épais : signes, comme nous le verrons plus loin, d'une adaptation extrême (sa morphologie est pratiquement celle d'une Hirondelle) à un mode de vie très aérien. À la rigueur *Artomyias* pourrait être retenu comme sous-genre. Son rangement dans les *Muscicapa*, nous oblige à suivre Vaurie (1953), *contra* White (1963) et à appeler l'espèce gabonaise *M. infuscata*.

4°) Ses caractéristiques biométriques rapprochent le genre *Stizorhina* des Muscicapinés toutefois sa coloration est celle des *Neocossyphus*, Turdinés. Dans le bloc forestier guinéen, *S. finschi* ressemble autant à *N. poensis* que *S. fraseri* à *N. rufus* dans le massif congolais. Cette grande similitude de coloration soulève la question de savoir si elle reflète réellement des affinités phylogénétiques ou si elle ne résulte que d'une convergence. Chapin (1953) et Hall et Moreau (1970) sont partisans de la première hypothèse, ces derniers auteurs vont même jusqu'à les réunir tous dans le genre *Neocossyphus*, arguant du fait que les différences biométriques ne traduisent vraisemblablement que la séparation écologique et les adaptations morphologiques qui en découlent. Personnellement nous le pensons aussi. Les *Neocossyphus* sont strictement terrestres dans leur mode de vie d'où leurs tarses développés, leur queue allongée et leur bec fouisseur. En revanche, les *Stizorhina* sont essentiellement arboricoles. Si donc nous admettons que tous deux sont issus d'une même souche, il importe de savoir s'ils doivent être ou non traités congénériquement. Considérons donc leur répartition actuelle. Dans le bloc guinéen sont présents *N. poensis* et *S. finschi*, seul le premier se rencontre aussi dans le bloc congolais où il cohabite avec *N. rufus* et *S. fraseri*. On peut donc supposer que les mécanismes de spéciation se sont appuyés sur les séparations et remises en contact des deux blocs forestiers, eux-mêmes également soumis à des fragmentations, d'où deux schémas évolutifs envisageables.

Le schéma A (fig. 25) suppose que *Neocossyphus* et *Stizorhina* sont deux genres distincts. Un premier isolement des blocs forestiers aurait donné lieu à deux lignées séparées par leurs caractéristiques biométriques et non par leurs patterns de coloration. Suite à une réoccupation commune des blocs réunis, les deux souches se seraient de nouveau trouvées séparées et chacune aurait subi la même évolution de coloration que l'autre dans chaque bloc. Une nouvelle réunification des blocs aurait permis la situation présente. Les deux *Neocossyphus*, terrestres, différenciés par le plumage et aussi par des caractéristiques biométriques (*poensis* est plus petit que *rufus*) seraient revenus en présence, mais seul *poensis* aurait pu occuper les deux blocs. Les deux *Stizorhina* certes différents par leur coloration mais en revanche très voisins biométriquement et tous deux arboricoles, s'excluraient mutuellement. Ce schéma n'explique pas pourquoi les deux lignées auraient suivi une évolution parallèle dans la coloration.

Le schéma B suppose les quatre espèces congénériques. Dans un premier temps, la souche originelle se serait trouvée scindée en deux rameaux qui se seraient davantage individualisés par la coloration, chacun étant vraisemblablement à la fois terrestre et arboricole. Ces branches auraient ensuite été elle-même subdivisées (morcellement accru des blocs forestiers cf. Moreau 1966) et auraient donné lieu par différenciation écologique et biométrique aux quatres espèces actuelles. On peut supposer que *finschi* aurait trouvé naissance dans l'extrême ouest du bloc guinéen, *poensis* entre le Ghana et le Cameroun, *fraseri* dans l'ouest du bassin congolais et *rufus* dans l'est de celui-ci. Ceci, au passage, expliquerait que l'on ne trouve à Fernando-Po que *poensis* et *fraseri* (Eisentraut 1973). Des extensions d'aire ultérieures auraient abouti à la situation actuelle, selon les mêmes modalités que celles de

Source : MNHN, Paris

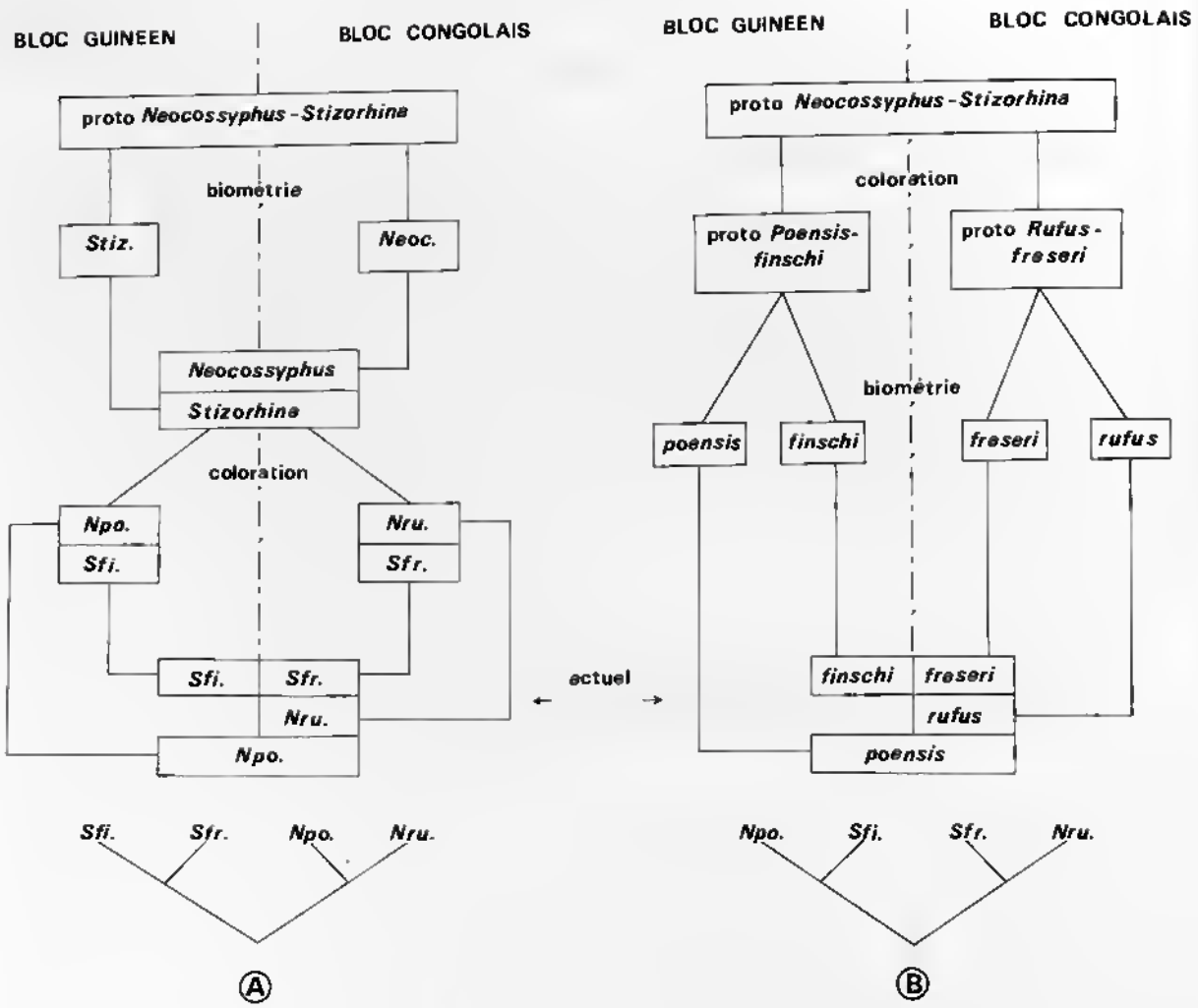


FIG. 25. — Hypothèses évolutives sur la différenciation des *Neocossyphus* et *Stizorhina*. Schéma A, à gauche ; schéma B, à droite (voir texte).

l'hypothèse A. Toutefois, pourquoi *rufus* n'a-t-il pas pénétré le bloc guinéen ? Vraisemblablement faut-il plutôt songer à une cause historique (différences dans le temps dans les instaurations et disparitions des barriéres géographiques selon les régions) plutôt qu'á un phénoméne d'exclusion écologique interspécifique.

Il est évident que le schéma B recueille notre préférence, ce qui nous amènerait à suivre Hall et Moreau (1970) et á considérer que *Stizorhina fraseri* serait en fait un Turdiné du genre *Neocossyphus*. Notons aussi que selon ce schéma, *finschi* serait une espéce distincte, non pas une simple race géographique de *fraseri* comme le supposent certains auteurs récents (par ex. White 1962).

5°) La majorité des auteurs admet qu'*Hyliota* appartient aux Platysteirinés. Cependant, Traylor (1970) considérant que les oiseaux de ce genre ont un bec effilé et des mœurs arboricoles de fauvettes, les range dans les Sylviinés. Nous ne sommes pas de cet avis. L'analyse morphologique, en termes de valeurs relatives plutôt qu'absolues, révèle qu'en fait il peut fort bien s'agir de Platysteirinés différenciés en rapport avec des modes de chasse particuliers comme nous le verrons plus loin. Par conséquent, leur physionomie ou plutôt leurs proportions de fauvettes, ne résulteraient que d'une convergence. En revanche, leur plumage (pattern de coloration, structure des plumes, notamment celles du dos et du croupion) les rapproche bien des Platysteirinés. À ce propos, nous remarquerons les similitudes qui existent entre ces derniers et certains Laniidés Malaconotinés : genres *Dryoscopus, Chaunonotus, Nilaus* et *Laniioturdus* (similitudes de coloration, voire de proportions ou mêmes de caractéres ostéologiques (Pocock 1966)). Sans aller jusqu'à

Source : MNHN, Paris

suivre Wolters (1979) qui place les Platysteirinés dans les Malaconotinés, nous pensons tout de même que ces similitudes sont troublantes et traduisent peut-être davantage de relations phylogénétiques et moins de convergences qu'on ne le pense actuellement.

6°) Morphologiquement (y compris d'aprés nos examens ostéologiques préliminaires, notamment de la tête), la séparation générique entre *Megabyas* et *Bias* paraît discutable (cf. aussi Hall et Moreau 1970).

7°) La tendance actuelle, suivant White (1963), est de mettre le genre *Diaphorophyia* en synonymie de *Platysteira*. Ce dernier, par ses caractéristiques morphologiques est en réalité intermédiaire entre *Diaphorophyia* et *Batis*. Plutôt que de procéder á un regroupement générique excessif (tous seraient des *Platysteira*), préférable á la dichotomie actuelle qui repose en fait sur la présence ou non de caroncules ophtalmiques, nous serions partisan du maintien des trois genres.

8°) Morphologiquement *Erythrocercus* s'inscrit dans le cadre de la variabilité des Monarchinés. Il semble d'ailleurs, comme le rappelle, entre autres, Traylor (1970), apparenté au genre oriental *Cullicicapa*. Nous verrons toutefois plus loin combien, biologiquement il diffère des autres gobe-mouches.

9°) *Trochocercus nitens* est en réalité un *Terpsiphone*. L'idée n'est toutefois pas nouvelle puisque Chapin (1953 : 699) l'avait déjá suggérée mais considérait que, dans ses postures, *nitens* différait trop des vrais *Terpsiphone*. Nous verrons plus loin que cet argument ne tient en fait pas. Il est certain que les représentants du genre *Elminia* (en y incluant ceux placés précédemment dans le genre *Trochocercus*) sont trés apparentés aux *Terpsiphone*, á un point tel que l'on pourrait considérer qu'ils représentent un rameau peu différencié de la souche ayant donné naissance á ces derniers.

B. — La fig. 24 confronte les diverses espéces au niveau de leur morphologie considérée globalement en intégrant toutes les variables biométriques. Pour récapituler les analyses détaillées des divers caractéres morphologiques pris en considération, nous présentons maintenant les figs. 26 et 27, et le tableau XVII qui illustrent la diversification morphologique réalisée par les diverses espéces regroupées toutes ensemble, l'appartenance aux sous-familles

TABLEAU XVII. — Découpage en classes quantitatives des variables utilisées pour la construction des figures 26 et 27.

		Toutes espéces	Muscicapinés	Platysteirinés	Monarchinés
Taille (Poids)	I	< 10 g	< 10 g	< 15 g	< 10 g
	II	10-20 g	10-20 g	15-20 g	10-15 g
	III	20-30 g	20-30 g	20-25 g	15-20 g
	IV	> 30 g	> 30 g	> 25 g	> 20 g
Aile (RP_{10} %)	I	< 10 %	< 20 %	< 10 %	< 12 %
	II	10-20 %	20-25 %	10-15 %	12-16 %
	III	20-30 %	25-30 %	15-20 9	16-20 %
	IV	> 30 %	> 30 %	> 20 %	> 20 %
Queue (RP_{10} %)	I	< 50 %	< 88 %	< 55 %	< 110 %
	II	50-75 %	88-96 &	55-60 %	110-115 %
	III	75-100 %	96-104 %	65-75 %	115-120 %
	IV	> 100 %	> 104 %	> 75 %	> 120 %
Tarse (RP_{10} %)	I	< 22 %	< 23 %	< 21 %	< 22 %
	II	22-28 %	23-27 %	21-27 %	22-28 %
	III	28-34 %	27-31 %	27-33 %	28-34 %
	IV	> 34 %	> 31 %	> 33 %	> 34 %
Bec (L) (RP_{10} %)	I	< 20 %	< 19 %	< 20 %	< 20 %
	II	20-25 %	19-23 %	20-25 %	20-25 %
	III	25-30 %	23-27 %	25-30 %	25-30 %
	IV	> 30 %	> 27 %	> 30 %	> 30 %
Bec (l/L)	I	< 40 %	< 41 %	< 40 %	< 40 %
	II	40-50 %	41-49 %	40-45 %	40-45 %
	III	50-60 %	49-57 %	45-50 %	45-50 %
	IV	> 60 %	> 57 %	> 50 %	> 50 %
Bec (h/L)	I	< 20 %	< 20 %	< 20 %	< 21 %
	II	20-25 %	20-25 %	20-25 %	21-27 %
	III	25-30 %	25-30	25-30 %	> 27 %
	IV	> 30 %	> 30 %	> 30 %	
Bec (h/l)	I	< 50 %	< 50 %	< 50 %	< 50 %
	II	50-60 %	50-60 %	50-60 %	50-55 %
	III	60-70 %	60-70 %	60-70 %	55-60 %
	IV	> 70 %	> 70 %	> 70 %	> 60 %

Source : MNHN, Paris

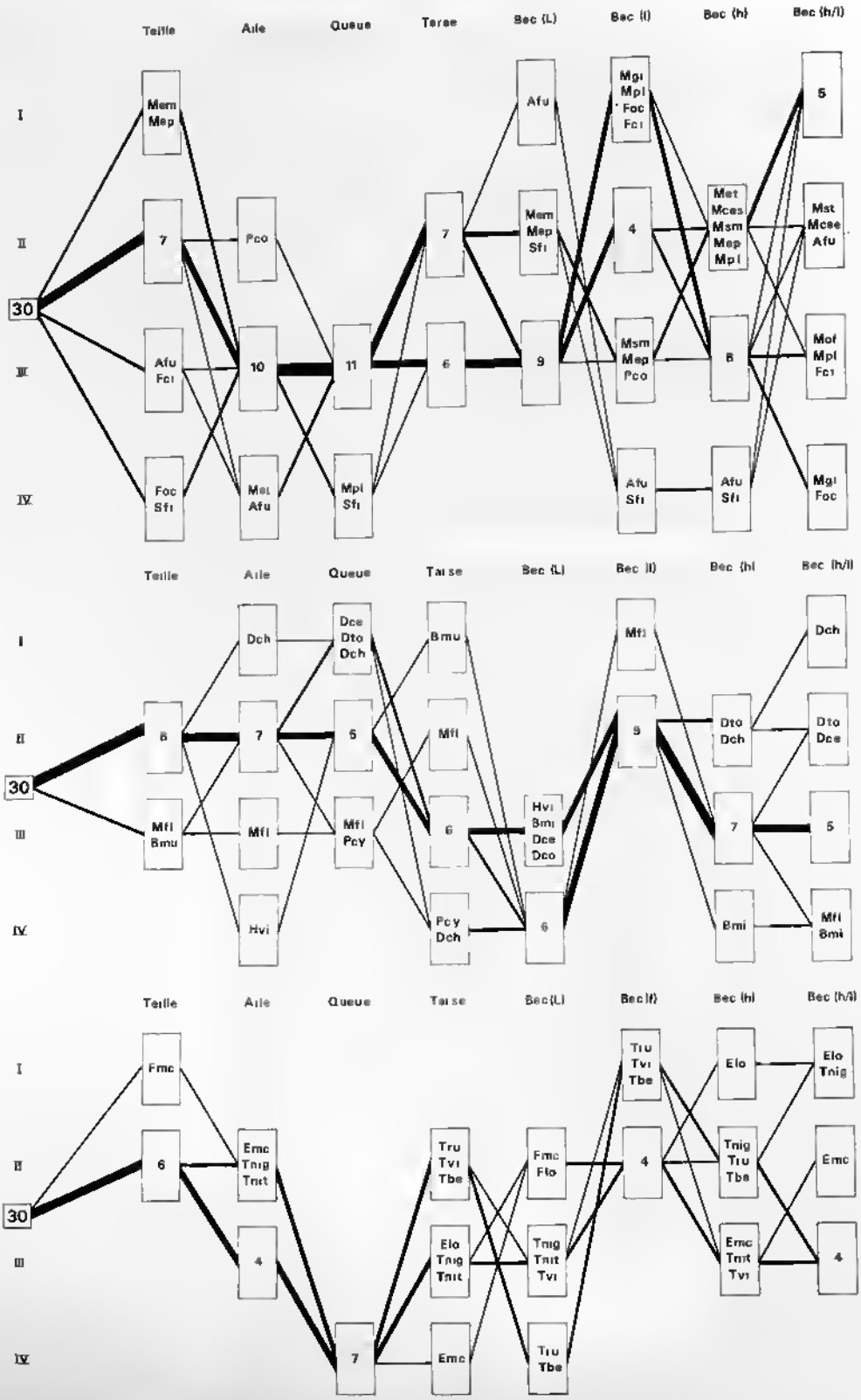


FIG. 26. — Différenciation morphologique des gobe-mouches du Nord-Est du Gabon : analyse globale. En haut : Muscicapinés ; au milieu : Platysteirinés ; en bas : Monarchinés. Pour la signification des entrées (lignes et colonnes), cf tableau XVII. Dans les cases figurent les nombres d'espèces ou, s'il y en a peu, les abréviations de leur nom. La largeur des traits entre cases est proportionnelle au nombre d'espèces en cause.

Source : MNHN, Paris

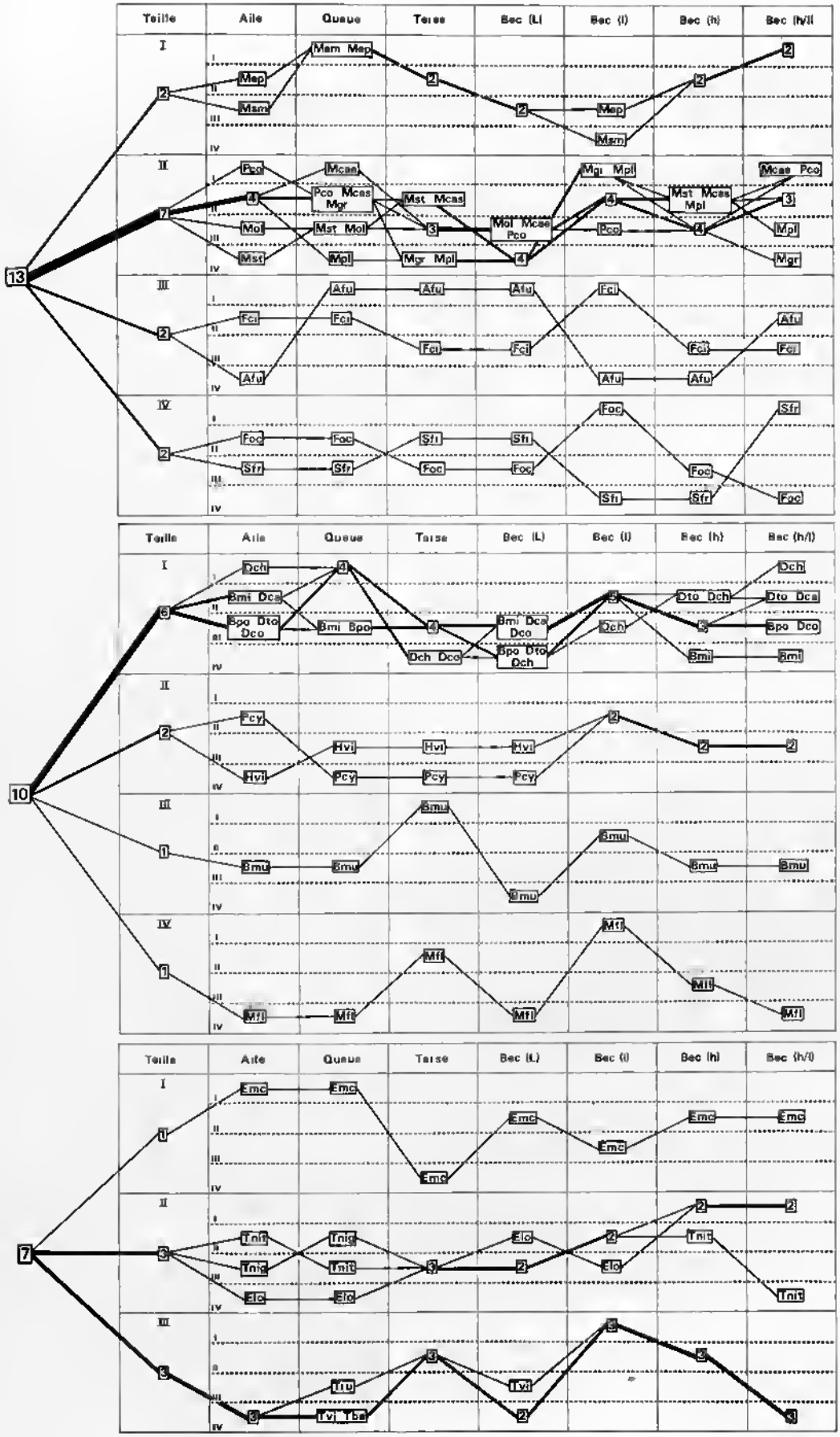


FIG. 27. — Diversification morphologique des gobe-mouches du Nord-Est du Gabon : analyse par sous-famille. En haut : Muscicapinés ; au milieu : Platysteirinés ; en bas : Monarchinés. Même nomenclature que fig. 26

Source : MNHN, Paris

n'étant prise en compte qu'aprés le découpage en classes quantitatives. Il apparaît que la séparation en trois groupes (en l'occurence des sous-familles) se justifie.

1°) Les Muscicapinés montrent une plus grande diversification au niveau de la taille, ont des ailes plus nettement allongées, des tarses et des becs plus courts, ces derniers étant toutefois beaucoup plus variables dans leurs profils. D'aprés les consensus actuels sur les configurations écomorphologiques, ces caractéres laissent á penser que les Muscicapinés gabonais ont des modes de vie plus nettement aériens que les autres gobe-mouches, fréquentent des milieux ouverts mais présentent une grande plasticité au niveau alimentaire, dans les modalités de capture et/ou de sélection des proies.

La fig. 27 (haut), établie en ne prenant en compte que les Muscicapinés (+ *Stizorhina*), montre la radiation morphologique de ces derniers, au plan biométrique s'entend. L'extrême similitude de *M. sethsmithi* et *M. epulata* y est évidente, les différences d'allongement d'aile et de largeur du bec suggérent des mœurs plus aériennes pour *sethsmithi*. Les proportions d'*A. fuliginosa* le désignent comme un chasseur au vol complet. C'est aussi ce que l'on pourrait supposer de *Stizorhina* bien que son aile plus arrondie et sa queue plus longue suggérent une fréquentation de milieux fermés. L'allongement de l'aile de *M. striata* est á mettre en rapport avec l'amplitude de ses migrations, ses autres configurations le désignent certes comme apte á capturer des proies non seulement mobiles mais aussi posées. De même, on peut conjecturer que les autres *Muscicapa* et *Pedilorhynchus* fréquenteront des milieux généralement ouverts, chasseront de maniére répétée : ailes et tarses permettant des décollages rapides et des envols fréquents, queue facilitant la manœuvrabilité, becs relativement plats pour la capture de proies essentiellement en vol.

En revanche, les *Myioparus* et les *Fraseria* seront surtout des fouilleurs de feuillages, « cueillant » des proies posées : ailes relativement arrondies, tarses développés, becs allongés et carénés.

En considérant les similitudes morphologiques globales (fig. 24), nous pouvons soupçonner l'existence d'une ségrégation profonde dans le partage de l'habitat entre *M. sethsmithi* et *M. epulata*, d'une séparation nette mais moins sévére entre les *Myioparus*, ceux-ci et *M. olivascens* et entre *M. caerulescens* et *P. comitatus*. D'une maniére générale, on peut sans doute escompter des isolements écologiques bien tranchés pour tous les indices supérieurs á 0,70.

2°) Les Platysteirinés montrent une gamme de tailles plus réduites que les précédents. Leurs ailes remarquablement arrondies (sauf chez *Hyliota*) et leurs queues trés courtes, jointes á leurs tarses assez développés dans l'ensemble et leurs becs volumineux, longs et plus ou moins carénés, les désignent comme hautement adaptés á une exploitation des milieux fermés et des feuillages, par des déplacements nécessitant des décollages rapides, une grande manœuvrabilité, des sautillements dans les branches et cela pour happer des proies en vol ou posées, proies vraisemblablement grosses et/ou dures.

La fig. 27 (milieu) récapitule les différences morphologiques entre les diverses espéces. On remarquera la plus grande variabilité dans les profils de bec chez les petites espéces (*Batis, Platysteira* et *Diaphorophyia*) que chez les grandes, ce qui laisserait supposer des divergences interspécifiques au niveau alimentaire plus prononcées, dans les modalités de capture de proies ou la sélection de celles-ci selon la taille ou la catégorie taxinomique. Les configurations locomotrices suggérent l'occupation de milieux relativement fermés ou du moins de feuillages denses comme nous l'avons déjá souligné plus haut. D'aprés les différences qu'ils présentent par rapport aux autres, les *Diaphorophyia* fréquenteraient les milieux les plus fermés, toutefois ceux de *tonsa* et de *concreta* le seraient moins que ceux de *castanea* et surtout de *chalybea*. Si *Bias* et *Megabyas* ont des profils de différenciation paralléles, on peut suspecter une plus grande mobilité du second et des modes de chasse ou de déplacement différents : vols plus brefs, plus répétés, décollages rapides chez le premier contre des vols plus soutenus et besoin de manœuvrabilité chez le second. *Hyliota* serait trés mobile et becquetterait probablement davantage ses proies.

Les indices de similitude morphologique globale laissent prévoir des mécanismes d'isolement spatial chez les *Diaphorophyia*, chez les *Batis*, entre ces genres et *Plastyteira* et entre *Bias* et *Megabyas*.

3°) Les Monarchinés sont beaucoup plus homogénes au niveau de la taille, sauf le petit *Erythrocercus*. Ils apparaissent trés nettement adaptés aux milieux mi-ouverts mi-fermés. Leurs ailes moyennement allongées, leurs queues longues et étagées et leurs tarses ni trés developpés ni trés réduits suggérent une fréquentation des feuillages fournis mais de pénétrabilité relativement aisée. Leurs becs sont assez proches de ceux des Platysteirinés et laissent présumer des types de proies et des modalités de préhension de celles-ci analogues.

La fig. 27 (bas) souligne la remarquable similitude des *Terpsiphone*, dotés comme *Elminia* de caractéristiques de mobilité et de manœuvrabilité, indices de déplacements frèquents et vraisemblablement de poursuite des proies en vol comme le suggérent aussi la largeur relative du bec chez les premiers et surtout le profil trés plat chez le second.

Source : MNHN, Paris

Nous retrouvons ces particularités du bec chez *T. nitens* et *T. nigromitratus* mais les proportions d'aile et de queue les désignent en revanche comme des habitants des milieux denses, bien que la longueur relative des rectrices laisse entendre une mobilité nécessitant une certaine manœuvrabilité lors du vol. *Erythrocercus* par ses ailes arrondies, sa queue proportionnellement courte et ses tarses développés, apparaît typiquement comme un explorateur des feuillages, se déplaçant davantage par sauts dans les rameaux qu'en vol soutenu, mais pouvant exécuter des décollages rapides ; son bec lui permettant de capturer ses proies tant au vol qu'au posé.

D'après les indices de similitude morphologique, nous pouvons suspecter une séparation nette, pour ne pas dire une exclusion mutuelle, au niveau de l'habitat chez les *Terpsiphone* ainsi qu'entre *T. nitens, T. nigromitratus* et *E. longicauda.*

C. — En ce qui concerne la coloration, une certaine radiation est également décelable.

1°) Tous les Muscicapinés (y compris *Stizorhina*) sont remarquables par leur très faible dimorphisme sexuel et surtout l'uniformité de leurs teintes neutres : des gris plus ou moins bleutés ou brunâtres, de l'olive ou du brun rouille. Ce sont des oiseaux ternes, sans couleurs vives, qui, comme nous le verrons plus loin, malgré leur fréquente exposition à découvert, n'attirent pas l'attention et passent aisément inaperçus. En dépit de leur plumage quasi monochrome, ils présentent néanmoins tous des marques distinctives faciales et pectorales (fig. 6), hautement spécifiques dans leur localisation, forme et étendue. Chez *Stizorhina* ces marques existent au niveau des rémiges et des rectrices, tout comme chez *M. plumbeus* qui possède toutefois aussi un dessin céphalique. Chez tous, ces caractéristiques peuvent être escamotées à volonté, par plaquage des plumes ou, au contraire, exposées par gonflement du plumage ou, chez *Stizorhina* et *M. plumbeus* par déploiement des ailes et des rectrices. C'est ainsi que la tache lorale blanche de *F. cinerascens* peut être considérablement réduite ou agrandie, de la même manière qu'un oiseau comme *Andropadus latirostris* masque ou au contraire érige ses moustaches (cf. Brosset 1971). Il ne nous fait pas de doute — cela nécessiterait toutefois une expérimentation — que ces marques, jointes aux silhouettes (proportions et forme générales du corps, attitudes et postures) jouent un rôle important dans la reconnaissance spécifique visuelle au moins à courte distance bien qu'il ne faille pas préjuger de l'acuité visuelle des oiseaux. Il serait également à vérifier que la reconnaissance sexuelle puisse se faire par des nuances de taille (en général dans les couples constitués la femelle est légèrement plus petite que son partenaire) et surtout de coloration, certes faibles ou du moins subtiles pour un œil humain mais néanmoins très perceptibles à distance rapprochée.

2°) En revanche, les Platysteirinés sont caractérisés par leur coloration contrastée qui oppose des plages dépigmentées à d'autres mélanisées et par leur dimorphisme sexuel généralement bien marqué. Au plan du pattern de coloration, ils constituent un groupe relativement bien homogène. Les caractéristiques spécifiques et sexuelles sont évidentes, mais mettent en jeu un nombre beaucoup plus varié de combinaisons de caractères, concernant pratiquement toutes les parties du corps bien que les particularités céphaliques et pectorales soient très développées.

Les oiseaux sont également remarquables par l'irisation plus ou moins intense des parties noires de leur plumage. On notera la grande ressemblance des mâles chez les *Batis*, les femelles étant en revanche bien distinctes. Il en est de même entre *Diaphorophyia castanea* et *D. tonsa.* Soulignons également le dimorphisme sexuel au niveau des caroncules périophtalmiques chez *D. concreta* (où le dimorphisme est également net dans la coloration du plumage) et chez *D. blissetti chalybea* où les autres différences sont en revanche très faibles.

3°) Les Monarchinés occupent une position intermédiaire. Deux espèces présentent une coloration uniforme : *E. longicauda* et surtout *T. nigromitratus* ; le premier étant caractérisé par une teinte très vive, le second par un coloris plutôt terne. Chez les deux, le dimorphisme sexuel est réduit à des nuances de coloration ou de proportions. Les cinq autres espèces sont nettement plus contrastées et, à l'exception de *T. nitens* et surtout de *T. viridis*, ne montrent qu'un faible dimorphisme sexuel : celui de *T. batesi* est toutefois mieux marqué que ceux de *T. rufiventer* et d'*E. mccalli*, étant d'ailleurs quasi inexistant chez ce dernier. Les *Terpsiphone* sont également remarquables par leurs cercles orbitaires charnus (plus réduits toutefois chez *nitens*) et leur bec — dont l'intérieur est jaune vif — qui se colorent en bleu lors de la reproduction. Notons aussi l'irisation des parties noires du plumage. Pour finir, insistons sur le remarquable polymorphisme des mâles de *T. viridis* : les phases de coloration se répartissent sur un continuum allant du plumage gynémorphique à une livrée très différenciée où domine le blanc et où les rectrices médianes s'allongent considérablement. Cette variation de coloration s'accompagne, parallèlement, d'une augmentation de la taille et d'un étagement plus prononcé des rectrices. Toutefois des indices existent qui laissent supposer que les « supermâles » seraient beaucoup plus détectables et vulnérables.

Source : MNHN, Paris

***

Cette analyse morphologique laisse prévoir de profondes spécificités dans les modes de vie, tant au plan écologique que comportemental. Nous avons d'ailleurs avancé quelques prévisions sur les sélections et partages d'habitat ainsi que sur les exigences alimentaires, surtout modalités de recherche et de préhension des proies, à partir de considérations sur les appendices locomoteurs et d'alimentation. Les chapitres suivants nous renseigneront sur le bien-fondé de ces hypothèses et de l'utilisation, qui se généralise actuellement, des caractéristiques morphologiques comme indices, voire mesures, de la différenciation écologique.

Source : MNHN, Paris

LES DIMENSIONS DE LA NICHE ÉCOLOGIQUE

Dans ce grand chapitre, nous nous proposons d'analyser la façon dont les diverses espèces de gobe-mouches du Nord-Est du Gabon se partagent les ressources du milieu en examinant comment elles sélectionnent leur habitat, comment elles l'utilisent et avec quelle finesse, tout en cherchant quels sont les paramétres qui assurent l'isolement écologique de ces espéces, si tant est qu'une telle ségrégation existe réellement.

L'OCCUPATION DU MILIEU

Nous nous intéressons ici à l'habitat de chaque espéce, c'est-á-dire à la définition des biotopes qu'elle fréquente dans la région étudiée, en essayant de discerner quels sont les éléments de ces biotopes qui lui sont nécessaires pour satisfaire au moins une partie de ses exigences biologiques fondamentales, car ici nous n'aborderons pas les besoins liés á la reproduction qui seront analysés dans le second volume.

1) Les biotopes fréquentés par les divers gobe-mouches

Muscicapa striata

Ce migrateur paléarctique recherche, comme l'a déjà souligné Brosset (1968), des biotopes qui ressemblent, par leur physionomie, á ceux oú il se cantonne dans ses quartiers de reproduction, á l'exception toutefois qu'il ne pénétre pas ici dans la forêt proprement dite qu'elle soit primaire ou secondaire. Il reste en effet localisé dans les écotones qui entourent les villages et dans les plantations entretenues. Il est donc essentiellement un oiseau de milieux ouverts. On le rencontre dans les jardins d'agrément, les haies et les vielles friches á végétation arbustive et dans les boqueteaux au voisinage des habitations ; il se montre aussi dans les défrichements récents oú les cultures en cours (Arachide, Manioc...) laissent de grands espaces dégagés, entrecoupés de massifs arbustifs et qui présentent quelques éléments arborescents. Toutefois, son biotope de prédilection est la haute plantation pluristratifiée entretenue (cacaoyéres, caféiéres, vergers d'avocatiers, d'atangatiers et d'agrumes), c'est-á-dire oú alternent régulièrement de grands espaces libres et des couches de feuillage, caractéres qui rappellent ceux des forêts jardinées européennes.

Muscicapa cassini

Cet oiseau est strictement lié au bord de l'eau (cf. Brosset et Dragesco 1967) ; cela non seulement au Gabon mais dans toute son aire de répartition : cf. entre autres Chapin (1953) pour le Zaïre, Marchant (1942) pour le Nigeria, Germain *et al.* (1973), Serle (1950 et 1965) et Sharpe (1970) pour le Cameroun.

Il n'est cependant qu'au bord des grandes riviéres et des fleuves. On ne le rencontre pas le long des ruisseaux ou des marigots. Son biotope d'élection est la forêt inondée claire. Il habite les lisiéres de la forêt primaire sur les berges des cours d'eau et aux embouchures de marigots mais côté eau, jamais côté forêt. Il lui faut des souches et des arbres morts émergeant de l'eau á quelques métres de la rive (qui constituent des postes d'affût et des sites de nidification), des branchages s'étalant et retombant bas au-dessus de l'eau. Il fréquente aussi les cuvettes inondables des bras morts des riviéres á condition que la végétation y soit trés clairsemée et laisse par places des espaces libres oú la lumiére pénètre facilement. On le voit également venir chasser en bordure des formations herbacées aquatiques (roseliéres, typhaies...). On pourrait le considérer comme un oiseau héliophile de la grande

Source : MNHN, Paris

forêt qui satisfait á ses exigences de zones découvertes en habitant le bord de l'eau. Nous reviendrons plus loin sur ce gobe-mouche á propos des relations de coexistence avec *F. cinerascens*.

Muscicapa sethsmithi

Il est lié á la forêt primaire, á la rigueur au trés vieux secondaire. Son biotope de prédilection est le jeune chablis. C'est-á-dire cette microclairiére en pleine forêt instaurée á la suite de la chute d'un arbre. Il ne fréquente en effet que les trouées d'un diamétre inférieur á 30 m, ce qui fait qu'on ne le rencontre pas dans les parcelles de forêt trop perturbées par les tornades oú les zones de chutes sont trop jointives et trop encombrées par les fouillis des rideaux de lianes. On le trouve bien sûr aussi dans la forêt en dehors des chablis. Il fréquente alors les sous-bois clairs oú la végétation des strates basses peut être serrée jusqu'á 1,8 — 2 m de hauteur mais est dominée par de larges espaces libres de 2 á 10 m. Il monte aussi au-dessus de 15 m dans les trouées des feuillages sous la voûte où passe la lumiére. Il est également d'observation courante le long des layons ou des pistes forestiers au-dessus desquels passent de grosses tiges de lianes en anse ou pendantes. Chasseur aérien, il recherche donc systématiquement dans la forêt les zones les plus claires, oú des perchoirs trés dégagés lui permettent d'exploiter les espaces libres á condition que ceux-ci soient relativement larges.

Nous ne l'avons rencontré qu'une seule fois en milieu secondaire, á Ebieng, oú un couple était installé et nichait dans une vieille parcelle de cacaoyers prés du village mais en fait á faible distance d'une forêt de marigot. Or, ces formations arborescentes des bords de marigots en milieu secondaire sont en réalité assimilables á des forêts-galeries, donc á des digitations de la grande forêt.

Muscicapa epulata

Ce jumeau du précédent est typiquement un oiseau des formations secondaires. On le rencontre notamment dans les vieilles plantations lorsque la végétation est beaucoup plus développée á tous les niveaux, oú la stratification est devenue bien moins perceptible mais oú subsistent de grosses trouées dans les couches de feuillages. Il vient aussi dans les plantations récentes ou entretenues, mais sur les bordures et á la condition que les strates moyennes (4 á 15 m) de la végétation soient suffisamment fournies mais laissent tout de même des espaces libres. Dans le cycle de la régénération forestière postculturale, il se situe essentiellement dans la brousse arborescente á Parasoliers et *Aframomum* et dans la jeune forêt secondaire. Bien sûr, on peut également le trouver dans les boqueteaux stabilisés qui subsistent çá et lá prés des villages, s'ils ne sont pas trop éloignés les uns des autres et couvrent globalement une surface supérieure á 10 ha.

Il apparaît donc typiquement comme un habitant des formations arborescentes claires dans lesquelles il n'est toutefois pas du tout lié aux microclairiéres ou aux chablis.

Muscicapa olivascens

Cet oiseau, qui passe pour trés rare dans la littérature, est typiquement associé á la grande forêt naturelle. C'est d'ailleurs dans le sous-bois d'une relicte forestière assez étendue que Rougeot (1957) en collecta prés de Libreville, sur la route de Kango.

Il recherche les grosses trouées dans les feuillages de la voûte et celles qui existent entre celle-ci et les arbres du sous-bois, notamment celles traversées par de lâches entrelacs de grosses tiges de lianes qui constituent ses perchoirs. Manifestement, il évite les chablis récents et les zones trop encombrées par les rideaux de lianes denses. C'est réellement un oiseau de la forêt mature ou du moins de la haute forêt aux states moyennes relativement claires et peu différenciées, où la voûte est haute, assez continue et dominée par de grands émergents. Pratiquant beaucoup, mais pas exclusivement, la chasse au vol depuis un perchoir fixe, il a certes, comme les autres *Muscicapa*, besoin d'espaces aériens dans ou sous les frondaisons des arbres mais il n'est pas obligatoire que ces vides dans la végétation soient particuliérement développés et nombreux car l'oiseau, comme nous le verrons plus loin, pénétre trés volontiers dans les feuillages.

Muscicapa caerulescens

Dans l'ensemble de son aire de répartition l'espéce est liée aux formations arborescentes ouvertes. Elle ne pénétre pas dans la forêt dense naturelle, sauf á la faveur des exploitations comme nous l'avons observé á Booué où elle fut réguliérement notée en octobre 1973 dans d'anciennes coupes d'Okoumé. Par ailleurs, nous l'avons aussi, de temps á autre, trouvée sur les îles du fleuve oú il n'existe pas *M. olivascens*, tout comme l'avons une fois observée en lisière des quadrats du laboratoire de M'Passa.

Personnellement, dans le nord-est du Gabon, nous associons ce gobe-mouche aux successions secondaires, notamment á celles postérieures aux exploitations agricoles. Il fréquente essentiellement

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V — En haut : gros marigot forestier, biotope de *Fraseria cinerascens*. En bas : bordure du fleuve avec arbres abattus, biotope de *Muscicapa cassini*. Photos A. R. DEVEZ, C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

les plantations âgées ou abandonnées où les grands arbres à couronne étalée, à feuillage dense sur la périphérie mais clair à l'intérieur, dominent plusieurs couches végétales ouvertes. Il vient également dans les cultures récentes mais à la condition que de nombreux arbres de 30 à 40 m de hauteur aient été épargnés. Chasseur aérien, il apparaît donc comme une espèce héliophile du couvert arborescent qui habite essentiellement les parcelles les plus âgées des rotations plantations-jachères et les étapes terminales du cycle forêt-plantation-forêt, notamment la jeune forêt secondaire à Burséracées et Myristicacées.

Myioparus griseigularis

L'espèce est liée à la grande forêt primaire. Elle ne vient dans les formations secondaires que si celles-ci sont suffisamment vieilles et présentent dans leur physionomie, les divers faciés de la sylve naturelle. Elle pénètre toutefois dans les zones les plus jeunes à la faveur des larges digitations des forêts de marigot où elle reste cantonnée.

Cet oiseau recherche les couvertures arborescentes les plus hautes, les plus denses et les plus continues. D'une manière générale, il évite les zones de grands chablis, bien qu'il s'y montre tout de même sur les lisières en suivant les bandes pluri-spécifiques d'insectivores.

Circulant activement dans les feuillages, on comprend qu'il dépende étroitement du volume de ceux-ci et de la fermeture des formations arborescentes, d'où sa fréquentation préférentielle des strates supérieures de la forêt primaire, du vieux secondaire et du manteau forestier qui recouvre les grandes îles du fleuve où la voûte est certes plus basse que sur la terre ferme mais où les lianes sont particulièrement luxuriantes.

Myioparus plumbeus

Cet oiseau est généralement considéré comme un habitant des milieux arborescents ouverts et des boisements clairs (cf. Mackworth-Praed et Grant 1970). Dans le nord-est du Gabon, on ne le rencontre que dans les formations secondaires. Comme son homologue évoqué ci-dessus et peut-être même plus que lui, il recherche les zones où existent de très grands arbres. Cela explique qu'on le rencontre dans tous les stades de la rotation cultures-jachères, près des villages, dans les bouquets de grands arbres qui dominent les premières étapes de la régénération post-culturale jusqu'à la jeune forêt secondaire ; toutefois, dans les derniers stades, quand les strates supérieures sont plus denses et plus continues, il entre en contact avec *griseigularis* mais lui cède la place.

Son habitat est donc constitué par les «peuplements» clairsemés de grands arbres de 30 à 50 mètres de hauteur qui dominent le paysage agricole et les premiers stades de la reconstitution forestière. Ceci explique que l'on entend beaucoup plus l'oiseau que l'on ne le voit et qu'il soit si difficile à collecter.

Pedilorhynchus comitatus

Ce gobe-mouche est inféodé aux formations secondaires et principalement à celles des zones cultivées. Chassant au vol, il recherche donc les espaces dégagés. Il fréquente préférentiellement les jeunes plantations, affectionnant beaucoup les défrichements récents (abattis et brûlis où les nombreuses pièces de bois mort dressées lui fournissent des perchoirs) et les parcelles de cultures basses qu'il occupe entièrement si leur surface ne dépasse pas 5 ha, au-dessus il s'installe électivement à la périphérie. Il aime aussi les plantations entretenues de cacaoyers, de caféiers, de palmiers à huile et de bananiers. On le trouve toutefois encore bien représenté dans les premiers stades d'abandon de ces cultures, ainsi que dans les écotones stabilisés près des villages, dans les secteurs où la végétation des strates inférieures est dense en couverture mais relativement ouverte quant à sa pénétrabilité, et séparée par de grands espaces libres des diverses couches de feuillages sus-jacents. S'il se montre dans les vieilles friches et les étendues de brousse arbustive à Solanacées et Parasoliers, il disparaît rapidement du cycle de régénération de la forêt secondaire dès le stade de la brousse arborescente. C'est ainsi qu'au plateau de M'Passa, nous ne l'avons observé qu'une seule fois en lisière du défrichement, mais côté forêt, dans une zone où tout le sous-bois avait été dégagé par action humaine et où poussait un dense tapis de Marantacées et de jeunes pousses.

Ces biotopes correspondent à ceux mentionnés par Serle (1965) dans le sud-ouest du Cameroun.

Artomyias fuliginosa

Chasseur strictement aérien, cet oiseau ne fréquente que les milieux très ouverts, donc par conséquent les formations secondaires. Il est, par excellence, le gobe-mouche des défrichements récents et des zones de cultures vivrières traditionnelles où sont disséminés de grands arbres feuillus ou morts sur pied après écorçage, qui dominent de larges espaces vides de toute végétation arbustive ou semi-

Source : MNHN, Paris

arborescente. On le rencontre bien sûr dans tous les stades évolutifs de la régénération forestière post-culturale á la condition qu'ils soient toujours pourvus d'arbres d'une hauteur supérieure á 25 métres. Nous ne l'avons jamais observé en forêt primaire á plus de 200 m de la lisiére. Cependant en mars 1977 á Bélinga, nous l'avons souvent vu circuler dans les grands émergents de la forêt. Il faut toutefois préciser que, dans les zones d'observation, le réseau des routes était particuliérement dense en raison des nombreuses prospections miniéres. De la sorte, le paysage consistait plutôt en une multitude de parcelles, de forêt naturelle, plus ou moins vastes, séparées les unes des autres par de larges saignées.

Stizorhina fraseri

Cet oiseau se rencontre en forêt primaire et dans les formations secondaires. Dans la grande forêt, on l'observe partout. Il fréquente aussi bien les sous-bois clairs que ceux trés encombrés de denses rideaux de lianes mais, apparemment, á la condition que ces derniers laissent quand même, par places, des espaces libres relativement spacieux. Il révéle aussi une certaine propension á se tenir au voisinage des arbres riches en épiphytes et des « chandelles », vieux fûts cassés pourrissant sur pied et s'élevant parfois jusqu'à 20 m de hauteur. De même, les troncs et les gros amas de branchages morts tombés au sol l'attirent á l'occasion, peut-être plus que ne le laissent entendre nos observations car il est toujours difficile de l'y surprendre en raison de sa grande méfiance et de ses promptes mises en alerte. S'il aime les jeunes chablis de faible diamétre, il affiche cependant une prédilection pour les anciens, riches en entrelacs de grosses tiges de lianes qui pendent le long des troncs et qui serpentent vers les frondaisons, en décrivant de grandes boucles et anses. Il semblerait donc se localiser préférentiellement dans les zones les plus « dynamiques » de la forêt, et de fait, il ne nous a jamais paru trés abondant dans les forêts-cathédrales.

En milieu secondaire, il fréquente les bordures de marigots et les formation végétales arborescentes. Il évite totalement les défrichements récents, les cultures vivriéres traditionnelles et les jeunes plantations. On le voit cependant s'établir dans des cacaoyéres entretenues et dans les bananeraies mais parce que le couvert sus-jacent est fourni et développé jusqu'á des hauteurs de 15 á 25 métres et, souvent, parce que ces zones de cantonnement ne sont guére éloignées d'une plantation abandonnée ou d'un marigot, comme ce fut le cas pour un couple qui nicha á 100 m des maisons du village d'Ebieng. Dans le cycle évolutif postcultural, on commence á le trouver fréquemment dans les anciennes plantations arborées dont la physionomie tend vers celle de la forêt. Il devient, en revanche, commun dés les premiers stades de la jeune forêt secondaire, quand les Parasoliers dépassent 20 m en hauteur. Il s'avére ensuite un hôte classique des derniers stades de la reconstitution architecturale forestière.

Fraseria ocreata

L'espéce habite la forêt primaire et les milieux secondaires. Dans la grande forêt sa distribution paraît superposable á celle des réseaux de marigots. Cela ne signifie pas qu'elle soit liée aux cours d'eau mais qu'elle se répand dans les thalwegs et sur les pentes des vallonnements. Ce schéma est moins net dans la région de Makokou oú les dénivelées sont relativement faibles mais, en revanche, il s'affirme dans les régions accidentées comme celles de Bélinga, du Mont Bengoué, de Boka-Boka et de Batouala. Il est tout de même symptomatique que l'on observe régulièrement *ocreata* sur les îles du fleuve et de part et d'autre de celui-ci, mais que de longues marches en forêt primaire sur des parcours éloignés des cours d'eau et des marigots ne donnent lieu qu'á des rencontres trés occasionnelles. Chassant dans les feuillages, et fréquentant essentiellement les hautes frondaisons, cet oiseau recherche les zones oú la voûte est trés développée en épaisseur et relativement fermée. Il évite les chablis et les zones trop tourmentées.

Dans les milieux secondaires, il fréquente bien sûr les forêts de marigots mais aussi les formations les plus arborées. Il ne s'installe pas dans les grandes zones ouvertes des défrichements récents et des cultures vivriéres mais dans les derniéres étapes du cycle de régénération postculturale depuis les plantations abandonnées ayant repris une physionomie forestière jusqu'au vieux secondaire.

Fraseria cinerascens

Cet oiseau est lié aux formations du bord de l'eau (dont il ne s'éloigne jamais à plus de 300 métres) et des zones inondables, ou plutôt, temporairement inondées. Il se cantonne sur les îles du fleuve, les berges de celui-ci et des riviéres, les embouchures de marigots, les bras morts des cours d'eau... (cf. aussi Brosset 1971). Il est l'oiseau typique des formations riveraines d'arbres á échasses dont les racines constituent de volumineux et quasi impénétrables enchevêtrements, eux-mêmes encombrés d'une chevelure serrée de radicelles et entre lesquels le sol est pratiquement nu ou, au mieux, couvert d'un tapis

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI. — Sous-bois dense de forêt primaire En haut : biotope, riches en lianes, de *Trochocercus nitens* et *Sitzorhina fraseri*. En bas : habitat de *Trochocercus nigromitratus* Photos A. R. DEVEZ, C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII. — Vieilles plantations entretenues. Habitat de *Batis minima*, *Megabyas flammulatus* (en haut), *Muscicapa caerulescens*, *M. epulata*, *Myioparus plumbeus*, *Fraseria ocreata* (en bas). Photos A. R. DEVEZ, C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

trés clairsemé de jeunes pousses. D'une maniére générale, son biotope de prédilection se caractérise par des espaces libres, trés ombragés et humides, allant du sol jusqu'á 3 á 5 m de hauteur et dominés par d'épais écrans de feuillages denses. C'est ainsi qu'il affectionne les berges des riviéres oú les basses branches maîtresses des arbres de bordure retombent en voûte au-dessus de l'eau (et même dedans) et dont les feuillages sont d'autant plus denses que s'y sont accumulés les détritus lors des hautes-eaux.

Hyliota violacea

Nos contacts avec cette espéce sont trop peu nombreux pour que nous puissions prétendre décrire dans le détail ou même simplement indiquer avec certitude les caractéristiques de son biotope. Reconnaissons ainsi que la littérature est quasi muette á ce sujet. Au Libéria, A. D. Forbes-Watson (*viva voce*) a noté cet oiseau dans les vieilles formations secondaires (anciennes plantations et forêt presque reconstituée). Au Zaïre, dans l'Itombwe, Prigogine (1971) le considére caractéristique de la forêt équatoriale de basse altitude, fréquentant l'étage supérieur des arbres de la forêt dense. Au Gabon, nous ne l'avons observé qu'au plateau de M'Passa, toujours sur les lisiéres de défrichement, circulant dans des bandes plurispécifiques d'insectivores dans le haut des grands arbres de la voûte forestiére. Vraisemblablement est-il, dans cette région, lié aux émergents et hautes frondaisons de la grande forêt oú il passe aisément inaperçu.

Megabyas flammulatus

Nous ne l'avons guére rencontré non plus. Au plateau de M'Passa, nous l'avons trouvé en forêt primaire, dans les grands émergents et dans la voûte, dans les zones á sous-bois trés clair et oú la forêt est trés haute et les frondaisons supérieures épaisses et continues. À Bélinga, il fréquente également la grande forêt, mais dans les zones de prospection miniére oú les hautes formations naturelles sont morcelées par les nombreuses percées de routes et de pistes diverses. À M'Bés, nous l'avons rencontré dans des anciennes plantations et de la jeune forêt secondaire.

Mackworth-Praed et Grant (1973) en font un oiseau essentiellement des formations secondaires, ce qui correspond aux notes nigérianes de Marchant (1942) bien que Serle (1950 et 1965) le donne au Cameroun dans le primaire et le vieux secondaire. En Côte d'Ivoire, Thiollay (1971) l'associe á la voûte des grands arbres de la forêt-galerie et des forêts peu dégradées. Prigogine (1971) le signale trés commun dans la forêt secondaire et même prés des habitations dans l'Itombwe, au Zaïre et Zimmerman (1972) le considére comme un oiseau du secondaire dans l'ouest de l'Ouganda mais qui n'évite pas la grande forêt dans l'ouest du Kénya.

Bias musicus

Cette espéce est caractéristique des milieux soumis á l'influence humaine, notamment des divers faciés des alternances plantations-jachéres. Elle occupe de préférence les abords des villages où les grands arbres espacés dominent les cultures vivriéres traditionnelles et les défrichements récents, s'installant dés le stade de l'abattis, quand la surface de celui-ci atteint ou dépasse 4 ha. Elle se cantonne aussi dans les plantations arbustives ou arborescentes á condition que celles-ci soient dominées par de hauts émergents et qu'existent, á proximité, des lopins de terres dégagées avec de la végétation buissonnante ou au plus arbustive. Ces clairiéres déterminent aussi la fréquentation des stades plus âgés de la régénération forestiére postculturale comme la brousse arborescente á Parasoliers et *Aframomum* et la jeune forêt secondaire.

Il s'agit donc d'un oiseau des formations arborées ouvertes : les grandes surfaces buissonnantes ou arbustives ne lui conviennent pas, de même que les forêts fermées. Sa pénétration dans les blocs forestiers est certainement liée aux dégradations de ceux-ci par les pratiques agricoles humaines.

Batis minima

L'espéce est liée aux milieux secondaires, plus particuliérement á ceux oú se développent des végétaux arbustifs et arborescents á feuillages clairs. Elle recherche les formations oú la stratification s'estompe, comme celles des anciennes plantations qui constituent son biotope d'élection. On ne la rencontre pas dans les alternances cultures-jachéres, ni dans les défrichements récents, ni dans les stades ouverts et bas de la restructuration forestiére postculturale. Elle n'apparaît que dans les vieilles brousses arborescentes et les jeunes forêts secondaires quand la pénétrabilité des couches de 10 á 30 m reste relativement bonne. Nous ne l'avons pas trouvée dans les formations secondaires plus âgées bien qu'elle fréquente á l'occasion les bordures de la forêt primaire oú elle pénétre dans les émergents et la partie supérieure des hautes frondaisons mais ne s'aventure guére au-delá de 500 m de la lisiére.

Source : MNHN, Paris

Batis poensis

Ses biotopes sont sensiblement les mêmes que ceux de *Bias musicus* : défrichements récents, jeunes plantations, cultures traditionnelles prés des villages, toujours á la condition que restent en place de trés grands arbres á couronne importante et á feuillages denses. Cette fréquentation des anciens émergents explique que l'espéce se cantonne également dans les vieilles plantations, et á l'occasion dans les derniers stades de l'évolution postculturale. Elle peut même circuler sur les lisières de la forêt primaire lorsque celle-ci vient abuter, sans large bande de transition, de grands défrichements comme elle le fait au plateau de M'Passa.

Cet oiseau est donc lié aux cultures et aux premiers stades de la régénération postculturale alors que *minima* est localisé aux derniéres étapes de ce cycle évolutif. Toutefois, les deux espéces — ce qui est plutôt rare chez les *Batis* — peuvent se côtoyer. Nous verrons plus loin comment elles procédent alors á une ségrégation spatiale.

Cet habitat de *poensis* que nous venons de préciser s'applique également au Woleu-N'Tem dans les régions d'Oyem et de Bitam et au sud-Cameroun prés de Meyo, 50 km au sud d'Ebolowa, comme nous l'avons constaté en octobre 1972 en compagnie de C. Chappuis. En revanche, Thiollay (1971) l'associe, en Côte d'Ivoire, aux grands arbres de la forêt-galerie et á la voûte des forêts peu dégradées.

Platysteira cyanea

Dans les savanes, cet oiseau se tient dans les forêts-galeries qui bordent les cours d'eau comme nous l'avons nous-mêmes constaté en maints pays d'Afrique occidentale et orientale et, au Gabon, dans la réserve de la Lopé, au sud-ouest de Booué, et comme le soulignent de nombreux inventaires avifaunistiques locaux. Il s'établit aussi dans les mangroves côtiéres ainsi que nous l'avons observé au Sénégal et comme il le fait prés de Libreville. Dans les montagnes d'Éthiopie, il est non seulement dans les forêts riveraines mais quitte aussi le voisinage de l'eau pour pénétrer dans les forêts á *Podocarpus* et genévriers et les forêts subtropicales humides (obs. pers., Urban et Brown 1971).

Il est donc symptomatique que tout au long des régions forestiéres qui s'étendent depuis le sud du Nigéria (Marchant 1942), et du Cameroun (Sharpe 1907 et Germain *et al.* 1973), jusqu'au Gabon il soit de plus en plus lié á la proximité immédiate des habitations. En effet, nous n'avons jamais observé cet oiseau á plus de 300 m d'un village. Dans les grosses agglomérations, il habite les jardins d'agrément et les formations végétales rappelant les vergers européens. Ailleurs, il fréquente les boqueteaux qui correspondent á de trés vieilles parcelles de plantations plus ou moins régulièrement entretenues et oú la végétation, relativement claire, montre un grand développement jusqu'à 20-25 m de hauteur et n'évolue plus guére dans le temps. Tout se passe comme si l'espéce recherchait les écotones « stabilisés ». Cette notion de stabilité relative expliquerait que l'on ne rencontre plus *Platysteira* dans des biotopes de même physionomie mais plus éloignés des villages car beaucoup plus variables dans le temps.

Diaphorophyia castanea

C'est avant tout un habitant de la forêt primaire oú il recherche les sous-bois relativement peu stratifiés où les nappes de feuillages bien développées occupent régulièrement l'espace entre 8 et 20 m de hauteur. Il affectionne aussi les chablis riches en rideaux de lianes feuillues. Il évite les zones á sous-bois trop clair.

Dans les formations secondaires, il occupe les derniers stades de la régénération postculturale, à partir de la brousse arborescente á Parasoliers et *Aframomum* et des plantations de cacaoyers abandonnées, surtout si ces derniéres sont situées á proximité de parcelles plus vieilles ou de marigots.

Diaphorophyia tonsa

Cet oiseau est lié á la haute forêt naturelle, il ne vient éventuellement dans les vieilles formations secondaires que si elles jouxtent de grosses parcelles primitives ou si la structure forestière y est pratiquement reconstituée.

Il affectionne les zones oú les arbres sont les plus grands, oú la voûte est épaisse, á plus de 20 m du sol, continue et elle-même dominée par les larges frondaisons des émergents. C'est ainsi qu'il nous est apparu nettement plus fréquent que *castanea*, tant á la vue qu'á l'ouïe, dans les belles et hautes futaies des pentes et des sommets du Mont Bengoué et de la région de Bélinga.

Diaphorophyia blissetti chalybea

La forme nominale habite les fourrés des sous-bois des galeries et forêts secondaires en Côte d'Ivoire (Brunel et Thiollay 1969) mais la forêt primaire dans le sud-ouest du Cameroun (Serle 1950 et 1954) mais y a également été collectée dans le secondaire (Serle 1965).

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII. — Boqueteaux près des habitations : biotope de *Platysteira cyanea*, *Elmima longicauda* et *Terpsiphone viridis*. Photos A. R. DEVEZ, C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX. — Abattis (en haut) et plantations de manioc (en bas) ; habitat de *Myioparus plumbeus*, *Pedilorhynchus comitatus*, *Fraseria ocreata*, *Bias musicus* et *Batis poensis*. Photos A. R DEVEZ, C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

La forme *jamesoni* habite, dans l'Ituri et le Uellé, le sous-bois dense de la forêt, apparemment secondaire d'aprés les descriptions données par Chapin (1953), ce qui est clairement notifié par Prigogine (1971) en ce qui concerne l'Itombwe. Dans la Kakamega Forest, au Kénya, Zimmerman (1972) la signale dans le sous-bois de la forêt primaire.

La forme *chalybea* a été trouvée dans les basses strates du primaire et du vieux secondaire dans le sud-ouest du Cameroun (Serle 1954), mais en altitude, dans une région oú *blissetti* existe aussi mais plus bas. Dans ce même pays, mais plus á l'est et au sud, elle habite la forêt secondaire et les cacaoyéres (Germain *et al.* 1973).

Nous associons *chalybea* aux formations secondaires postculturales. On peut certes le trouver dans les cacaoyéres mais seulement dans celles mal entretenues où subsistent de nombreuses pousses buissonnantes serrées et se développent des peuplements d'*Aframomum*. Cette plante, dans les brousses arborées et arborescentes á Parasoliers, constitue une strate pouvant atteindre jusqu'á 4 m de hauteur, fort dense oú, pour un observateur, la visibilité est trés faible. C'est quand cette végétation trés difficilement pénétrable s'est développée, surmontée par de grands Parasoliers et des arbrisseaux divers qu'est réalisé le biotope de prédilection de *chalybea* que l'on rencontre encore jusque dans la forêt secondaire mais qui disparaît dans les stades plus âgés. On le trouve aussi dans la brousse arbustive á Solanacées, lorsque la végétation y est trés serrée au moins jusqu'á 2,50 m, avec une strate supérieure claire.

Nous l'avons découvert sur l'une des îles du fleuve dont le couvert forestier relativement bas, est vraisemblablement secondarisé (trés anciennes plantations ou zone trés tourmentée par les tornades ?) : il y occupe les strates inférieures, trés serrées et oú les fouillis de lianes sont particuliérement abondants.

Diaphorophyia concreta

Il évite les peuplements secondaires et les forêts inondables, basses ou trop dégradées par les ouragans, ce qui expliquerait qu'on ne le trouve pas sur les îles du fleuve. Inféodé á la grande forêt naturelle, il recherche les formations á sous-bois relativement clair, du moins dans les niveaux moyens, entre 4 et 18 m de hauteur, sans stratification bien définie, sauf une couche basse (inférieure á 5 m mais supérieure á 2) plus serrée mais non fermée. Il affectionne les plages denses de Marantacées, de jeunes pousses et de ligneux bas et se montre très volontiers á la périphérie des petits chablis riches en lianes, mais côté forêt, contrairement á *castanea* qui s'y tient côté lumière. Il ne vient que trés rarement á moins de 100 m des lisiéres.

Il est remarquable qu'en Angola il ait été certes trouvé en forêt primaire (Heinrich 1958, Hall 1960) mais également dans les denses sous-bois riches en fouillis de lianes des formations secondaires (Ripley et Heinrich 1966, Pinto 1962), ce dernier auteur le signalant même á l'occasion dans les plantations de caféiers. Cette extension d'habitat serait-elle en relation avec l'absence de *D. b. chalybea* ? Ce dernier n'existe en effet en Angola que dans la région de Gabela oú il occupe la forêt secondaire alors que *concreta* y serait plutôt dans le primaire (Heinrich 1958, Traylor 1963). Signalons á ce propos que les mutants á grosse tache noire gulaire et pectorale décrits par Traylor (1960), Pinto (1962) et Ripley et Heinrich (1966) provenaient de Gabela et de la région de Calulo, 100 km au NE de Gabela ! Ne pourrait-il pas s'agir d'hybrides entre les deux espéces ?

Erythrocercus mccalli

Il est essentiellement lié á la forêt primaire oú il se cantonne dans les hautes frondaisons. Il affectionne les zones oú les feuillages de la voûte sont trés développés et constituent un large écran continu. Il montre une certaine attirance pour les arbres á feuilles découpées comme *Pentaclethra eetveldeana* (Mimosaceae), et surtout *Scorodophloeus zenkeri* (Caesalpiniaceae) qui pousse souvent en groupes.

Il fréquente aussi la forêt inondable et celle des îles du fleuve ainsi que de trés vieilles formations secondaires, lorsque la structure forestiére est pratiquement reconstituée. Il visite á l'occasion les plantations abandonnées lorsque celles-ci sont situées á proximité d'un marigot qui donne lieu á une forêt-galerie que l'espéce habite et d'oú partent ses pérégrinations, généralement au cours de déplacements regroupant plusieurs autres insectivores.

Elminia longicauda

Cette espéce est liée aux milieux secondaires et même, comme *Platysteira cyanea*, á la proximité des villages. En effet, dans les régions de Makokou, de Mékambo et de Batouala, nous ne l'avons jamais trouvée á plus de 500 m des habitations. Elle occupe les zones cultivées surtout, comme c'est souvent le cas, si elles sont encombrées de boqueteaux divers, de parcelles de brousse arbustive et arborée ainsi que de vieilles plantations de cacaoyers et d'avocatiers dominés par de grands arbres étageant des couches de feuillages clairs jusqu'á 20-

Source : MNHN, Paris

25 m de hauteur. Ce dernier biotope existe souvent dans les plantations loin des villages, pourtant nous n'y avons jamais rencontré cette espéce qui fréquente, en outre, les jardins et parcs d'agrément en ville. Il semblerait que notre remarque sur la relative stabilité du milieu prés des habitations, faite á propos de *P. cyanea*, puisse également s'appliquer á *Elminia*.

Au Cameroun, en revanche, si l'espèce fréquente les haies et les arbustes des jardins d'agrément ainsi que les arbres des cultures prés des maisons, elle se montre aussi dans les plantations, les vieux défrichements, la forêt secondaire ouverte et, en montagne, sur les lisiéres de la forêt (Bates 1905, Serle 1965).

Trochocercus nigromitratus

Cet oiseau est lié á la forêt primaire et á la trés vieille formation secondaire. Il recherche les zones les plus sombres de la forêt, mais aussi celles oú les strates inférieures du sous-bois sont les plus développées, les plus serrées. Il fréquente donc les chablis récents et anciens oú existent des formations herbacées et arbustives relativement denses entre le sol et 2-3 m de hauteur. On le rencontre aussi dans les sous-bois des forêts inondables des îles du fleuve dans les secteurs oú se développent de denses réseaux de pousses et de végétaux buissonnants et arbustifs entrecoupés de fouillis de lianes.

Ce genre d'habitat paraît trés voisin de celui évoqué par Serle (1965) au Cameroun et par Zimmerman (1972) au Kénya.

Trochocercus nitens

On le rencontre dans la grande forêt naturelle et dans les vieilles formations secondaires. Il habite également les îles du fleuve et les forêts de marigot. En fait, son véritable biotope, celui auquel il est quasiment inféodé, est constitué par les grandes et épaisses nappes des tiges de lianes densément enchevêtrées et entassées, desquelles ils ne sort que rarement pour pénétrer alors dans des feuillages particuliérement serrés ou dans des formations fermées de Marantacées ou d'*Aframomum*. C'est pour cela qu'il affectionne les grands chablis, les zones oú la forêt subit fortement les effets destructeurs des tornades, et tous les fouillis végétaux des bordures de marigot.

Terpsiphone rufiventer

Il est manifestement trés rare dans notre région. Nous ne l'avons observé que sur les quadrats du laboratoire de M'Passa, en forêt primaire, mais en fait pas trés loin d'une zone dont le sous-bois avait été sérieusement éclairci lors de la construction du laboratoire.

Ailleurs, au Gabon, il habite la grande forêt sombre á Kango et á Mimongo (Malbrant et Maclatchy 1949) ainsi que dans les régions de Roumagou, de Fernan Vaz et de Libreville (Rand *et al.* 1959).

Au cours d'un bref séjour en août 1981 dans la réserve de la Lopé-Okanda, au sud-ouest de Booué, nous l'avons couramment observé dans les zones les plus denses des forêts-galeries et dans les forêts anciennement exploitées par les forestiers. Il nous parut symptomatique de ne pas rencontrer *batesi* lá oú était installé *rufiventer*.

Au Cameroun, il est considéré comme un oiseau strictement forestier dans le sud du pays par Bates (1905, 1930 et *in* Sharpe 1907) mais venant aussi dans le vieux secondaire dans le nord-ouest de ce pays et au Nigéria (Serle 1940, 1950, 1965).

Dans l'ensemble, son habitat est donc trés proche, sinon identique á celui de *T. batesi* (cf. *infra*).

Terpsiphone viridis

C'est l'un des oiseaux caractéristiques des formations secondaires trés ouvertes. Il occupe toutes les zones défrichées, notamment les terres cultivées et les abords des villages. On le rencontre donc dans les écotones stabilisés prés des habitations et des agglomérations dans lesquelles il pénétre á la faveur des jardins, vergers d'agrément et friches. Il se cantonne couramment dans les jachéres et dans les cultures traditionnelles de manioc, de bananiers et même de plantes basses á la condition qu'existent tout de même des buissons et des arbustes. Il est aussi un hôte classique des plantations récentes et bien entretenues de cacaoyers et caféiers.

Dans le cycle de la régénération postculturale, on le rencontre á tous les stades, depuis la plantation récemment abandonnée jusqu'á la jeune forêt secondaire, montrant toutefois une trés nette prédilection pour la brousse arbustive á Solanacées et jeunes Parasoliers et la brousse arborée plus évoluée. Dans les formations de grands Parasoliers et de hautes *Aframomum* il est déjá sensiblement moins abondant et, quand le milieu se ferme entre 10 et 20 m, il se raréfie pour céder la place à *T. batesi*.

Terpsiphone batesi

Lié á la forêt primaire, il fréquente toutefois aussi les vieilles formations secondaires. Bien que s'installant partout dans la grande forêt, il affectionne

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X. — Bordures de villages . habitat de *Platysteira cyanea, Diaphorophyia chalybea. Elminia longicauda, Terpsiphone viridis* (en haut), de *Muscicapa striata, Bias musicus* et *Batis poensis* (en bas). Photos A. R DEVEZ, C.N.R.S

Source : MNHN, Paris

cependant les zones où la végétation du sous-bois est fournie mais bien étagée, laissant de nombreux espaces libres. Il aime les larges et épais écrans de feuillages mais á la condition que leur répartition soit discontinue tant horizontalement que verticalement. Les grands rideaux denses de lianes ne l'attirent guére, mais ne l'empêchent pas de fréquenter les îles du fleuve et les zones forestiéres trés dégradées par les effets répétés des tornades.

Dans les milieux secondaires, il ne s'installe que dans les formations pluristratifiées où les couches de végétation dépassent largement 20 m de hauteur. C'est ainsi qu'il se montre dans les vieilles cacaoyéres abandonnées, surtout si elles ne sont guére éloignées d'un marigot ; mais le plus généralement ce sont les stades ultimes de la restructuration postculturale qui l'accueillent.

***

Le tableau XVIII résume la cohabitation des diverses espéces au niveau du macrobiotope, c'est-à-dire qu'il exprime les possibilités de rencontrer dans la région étudiée tel ou tel gobe-mouche dans un rayon de 100 m en se plaçant en un point donné. Nous avons bien sûr évité d'introduire les effets de lisiére. Toutefois, si ceux-ci se détectent facilement dans les défrichements récents, ou sur la zone de contact entre la grande forêt primaire et les formations secondaires, ils sont bien moins analysables car beaucoup plus nombreux, dans les zones cultivées, en raison du morcellement de celles-ci, de la pratique agricole itinérante et des rotations de cultures et de jachéres sur de petits lopins de terre.

Ce tableau fournit une premiére image globale de la séparation écologique, quant au choix de l'habitat, entre les diverses espéces. On remarquera que mis á part les 3 grosses espéces (*Stizorhina fraseri, Fraseria ocreata* et *Megabyas flammulatus*) et *Diaphorophyia chalybea*, trés généralistes, une fort nette ségrégation s'opére dans l'occupation du milieu puisque, si l'on exclut les 4 espéces citées, chaque gobe-mouche ne cohabite, en moyenne, qu'avec une quinzaine d'autres, soit la moitié des espéces présentes dans la région.

Nous pouvons établir des indices de cohabitation : $C = n_p/N_p$ où n_p = nombre de paires d'espéces cohabitant et N_p = nombre total de paires d'espéces.

C varie de 0 á 1 selon que la cohabitation est nulle ou totale. Nous obtenons ainsi pour les Muscicapinés : C = 0,577, pour les Platysteirinés : C = 0,578, pour les Monarchinés : C = 0,524 et pour l'ensemble des espéces : C = 0,561.

Nous verrons plus loin que cette cohabitation est en réalité surestimée et qu'elle se réduit considérablement si l'on fait intervenir les modalités d'occupation verticale et horizontale de l'espace.

TABLEAU XVIII. — Cohabitation des diverses espéces de gobe-mouches dans le Nord-Est du Gabon.

	Mst	Meas	Msm	Mep	Mol	Mcae	Mgr	Mpl	Pco	Afu	Sfr	Foc	Fci	Hvi	Mfl	Bmu	Bmi	Bpo	Pey	Dca	Dto	Dch	Dco	Emc	Elo	Tnig	Tnit	Tru	Tvi	Tba
Mst	—																													
Meas		—																												
Msm		+	—																											
Mep	+			—																										
Mol		+	+		—																									
Mcae	+			+		—																								
Mgr		+	+		+		—																							
Mpl	+			+		+		—																						
Pco	+			+		+		+	—																					
Afu	+			+		+		+	+	—																				
Sfr		+	+	+	+	+	+	+		+	—																			
Foc	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—																		
Fci		+	+		+		+				+	+	—																	
Hvi					+		+				+	+		—																
Mfl			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	—																
Bmu	+			+		+		+	+	+	+	+			+	—														
Bmi	+			+		+		+	+	+	+	+			+	+	—													
Bpo	+			+		+		+	+	+	+	+			+	+	+	—												
Pey	+			+		+		+	+	+						+		+	—											
Dca		+	+		+		+	+			+	+	+	+	+					—										
Dto		+	+		+		+				+	+	+	+	+					+	—									
Dch	+	(+)		+		+	(+)	+	+	+	+	+	(+)		+	+	+	+	+	+	(+)	—								
Dco			+		+		+				+	+		+	+					+	+		—							
Emc		+	+		+		+				+	+	+	+	+					+	+	(+)	+	—						
Elo	+			+		+		+	+	+						+	+	+	+			+			—					
Tnig		+	+		+		+				+	+	+	+	+					+	+	(+)	+	+		—				
Tnit		+	+		+		+				+	+	+	+	+					+	+	+	+	+		+	—			
Tru			+		+		+				+	+			+					+	+		+	+		+	+	—		
Tvi	+			+		+		+	+	+	+	+			+	+	+	+	+			+			+				—	
Tba		+	+		+		+			+	+	+	+	+	+					+	+	+	+	+		+	+	+	—	
N	13	13	15	15	16	15	17	16	14	16	25	27	13	12	24	15	14	15	12	18	17	24	14	17	12	17	17	13	15	17

N = Nombre d'espéces avec lesquelles cohabite l'espéce indiquée en tête de colonne. Les données entre parenthéses se refèrent aux cas particuliers d'occupations de *D. chalybea* de quelques îles du fleuve.

Source : MNHN, Paris

2) L'occupation verticale du milieu

L'utilisation différentielle de l'étagement des couches de végétation reflète un autre aspect du partage de l'habitat entre les espéces sympatriques. Suite á un premiére sélection dans les divers macrobiotopes, chaque espéce peut se localiser á un niveau de densité de feuillage ou de toute autre structure architecturale forestiére. Exprimée en termes de la théorie de la compétition, cette modalité de localisation différentielle dans le plan vertical permettrait de réduire les interactions entre les espéces et assurerait une meilleure distribution des ressources entre ces diverses espéces.

Pour quantifier la répartition verticale, nous avons noté les hauteurs auxquelles se tenaient les individus en chasse lors du premier contact visuel obtenu pour chaque observation. En raison des grandes difficultés á suivre les oiseaux en déplacement dans les feuillages et á établir des budgets-temps, nous avons retenu cette méthode plus pratique et somme toute également représentative de l'occupation des divers niveaux végétaux. Nous n'avons considéré que les sujets en action de chasse, ce qui, au plan écologique, rend le mieux compte de l'exploitation du milieu. Nous avons exclu les individus se livrant á des comportements sexuels ou agonistiques : leur mobilité, beaucoup plus grande, les amènerait alors á « sortir » des zones fréquentées normalement ne serait-ce que pour se mettre davantage en évidence dans les espaces dégagés, pour effectuer des parades spécifiques, pour assurer une meilleure propagation á leurs signaux acoustiques... Précisons toutefois que ces contacts non pris en compte ne nous ont pas semblé modifier significativement l'amplitude des distributions fréquentielles sur l'axe vertical.

En raison des différences physionomiques importantes, notamment dans la hauteur et l'étagement des végétaux ligneux entre la forêt primaire et les formations secondaires, nous avons distingué ces deux catégories lors de nos analyses. De plus, nous avons examiné les variations saisonniéres á partir des données mensuelles ou, si leur nombre était trop faible, en les regroupant selon le découpage en 4 saisons indiqué plus haut. Pour chaque saison nous avons calculé la hauteur moyenne et son intervalle de sécurité au seuil de 95 % (moyenne $\pm 2\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$) et établi l'histogramme de la localisation verticale de l'espéce considérée en procédant par classes de 2 m. Ceci nous a permis de calculer un indice de l'amplitude spécifique de l'occupation verticale du milieu ($\overline{HA}$) ; pour chaque espéce : $\overline{HA} = e^{H'}$ où e est le nombre de base des logarithmes naturels et H' l'indice de diversité de Shannon ($H' = -\Sigma p_i \log_n p_i$ avec p_i = proportion de fréquentation de la classe i). Nous rappellerons (cf. Piélou 1969, Blondel 1976) que, pour une espéce occupant n strates, $\overline{HA}$ varie de 1 quand l'espéce ne se localise que dans une seule strate à n quand elle les fréquente toutes dans la même proportion. Cet indice n'est toutefois pas entiérement satisfaisant car des profils différents, couvrant les mêmes strates et présentant les mêmes taux d'occupation mais combinés différemment, donneront le même $\overline{HA}$. C'est-á-dire que $\overline{HA}$ rend compte du degré d'homogénéité de l'occupation des strates définies mais ne renseigne nullement sur l'agencement des zones préférentielles le long du continuum.

Nous avons aussi établi un indice moyen intégrant toutes les données recueillies au cours de l'année. Pour ce faire et pour éliminer, ou du moins atténuer, les biais de l'échantillonnage introduits par les variations d'une saison á l'autre (dans les taux de fréquentation et les durées inégales des saisons), nous avons dû pondérer, pour chacune d'entre-elles, les proportions d'occupation des différentes strates. Nous avons donc additionné pour chacune de ces derniéres les proportions saisonniéres en les multipliant par $\frac{n}{12}$ (n = nombre de mois dans la saison considérée). L'indice $\overline{HA}$ est ensuite calculé sur la nouvelle série de proportions qui prend ainsi en compte toutes les strates ayant été fréquentées au cours de l'année.

Pour comparer les espéces entre-elles, nous avons utilisé les indices de recouvrement de niche écologique pour la variable occupation des strates de la végétation. Aux indices de Levins (1968) :

$$\alpha_{jk} = \frac{\Sigma P_{ij} P_{ik}}{\Sigma P_{ij}^2} \text{ et } \alpha_{kj} = \frac{\Sigma P_{ij} P_{ik}}{\Sigma P_{ik}^2}$$

où α_{jk} rend compte du recouvrement, pour le paramétre étudié, de la niche de l'espéce k par celle de j et α_{kj} de celui de la niche de j par celle de k, avec P_{ij} et P_{ik} désignant les proportions respectives d'occupation par les espéces j et k de la strate de catégorie i, nous avons préféré celui de Pianka (1973) :

$$R_{jk} = R_{kj} = \frac{\Sigma P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\Sigma P_{ij}^2 \Sigma P_{ik}^2}}$$

d'un emploi qui se généralise actuellement (cf. Barbault *et al*, 1978) et qui a l'avantage de ne varier

Source : MNHN, Paris

qu'entre 0, quand les espèces j et k ont des localisations verticales totalement distinctes, et 1 quand elles occupent les mêmes strates dans les mêmes proportions.

Muscicapa striata

La fig. 28 établie aprés regroupement de toutes les données d'octobre á avril (aucune variation significative ne paraît décelable pendant cette période mais notre matériel est peut-être trop réduit pour l'affirmer) montre que cet oiseau peut se rencontrer à tous les niveaux de la végétation. On note cependant que 50 % des observations concernent des individus chassant á moins de 12 m de hauteur. L'espèce peut donc être qualifiée de généraliste ($\overline{HA}$ = 15,55) dans son mode d'occupation, relativement homogéne, de la dimension verticale de son habitat.

Muscicapa cassini

Contrairement á la précédente, cette espéce entre dans la catégorie des spécialistes : $\overline{HA}$ = 2,26. Elle demeure en effet toujours localisée aux niveaux les plus bas (fig. 28). Une analyse plus fine montre que les hauteurs moyennes de ses perchoirs d'affût sont fort semblables en grande saison des pluies (2,48 m ± 1,11, N = 33), en petite et grande saisons séches (respectivement 2,09 m ± 0,63, N = 38 et 2,42 m ± 0,73, N = 17) mais sont moindres en petite saison pluvieuse (0,99 m ± 0,44, N = 12). Nous commenterons plus loin ces différences dans le chapitre consacré aux modes de chasse.

Muscicapa sethsmithi

Il fréquente essentiellement les strates basses et moyennes de la forêt mais peut monter jusque dans les parties inférieures de la voûte, jusqu'á 25 m de hauteur ($\overline{HA}$ annuel = 9,62). La variation saisonniére est trés marquée (fig. 28). La hauteur de chasse est maximale en grande saison séche, période pendant laquelle les oiseaux s'observent entre 4 et 20 m : seulement 6 % d'entre-eux se tiennent en-dessous de 6 m mais 57 % au-dessus de 12 m. Pendant la petite saison des pluies, une occupation préférentielle des strates basses se précise (50 % en-dessous de 6 m et 26 % au-dessus de 12 m), propension qui s'affirme pendant la petite saison séche (58,5 % < 6 m et 13,5 % > 12 m). Durant la grande saison des pluies, si la tendance á préférer les zones basses se poursuit, mais atténuée (48,4 % < 6 m), une autre se dessine á réutiliser davantage les niveaux moyens et supérieurs (28 % > 12 m). La fig. 28 rend compte de la variation mensuelle des hauteurs moyennes. On y retrouve les tendances évoquées ci-dessus mais on remarquera la hauteur maximale pendant le dernier mois de la grande saison séche et un autre pic, plus faible, dans le mois qui suit la petite saison séche. Sur la même fig. 28 nous avons indiqué les hauteurs moyennes d'observation de *M. olivascens*. Comme nous le détaillerons plus loin, des relations interspécifiques ont été observées entre ces deux gobe-mouches.

Muscicapa epulata

Si cet oiseau se localise entre 2 et 22 m dans l'étagement végétal ($\overline{HA}$ = 8,63), il ne se distribue pas de maniére uniforme (fig. 28) puisque 66 % des observations intéressent les niveaux compris entre 10 et 18 m. Nous n'avons pas décelé de variation saisonniére, la petitesse de nos échantillons en est peut-être la cause.

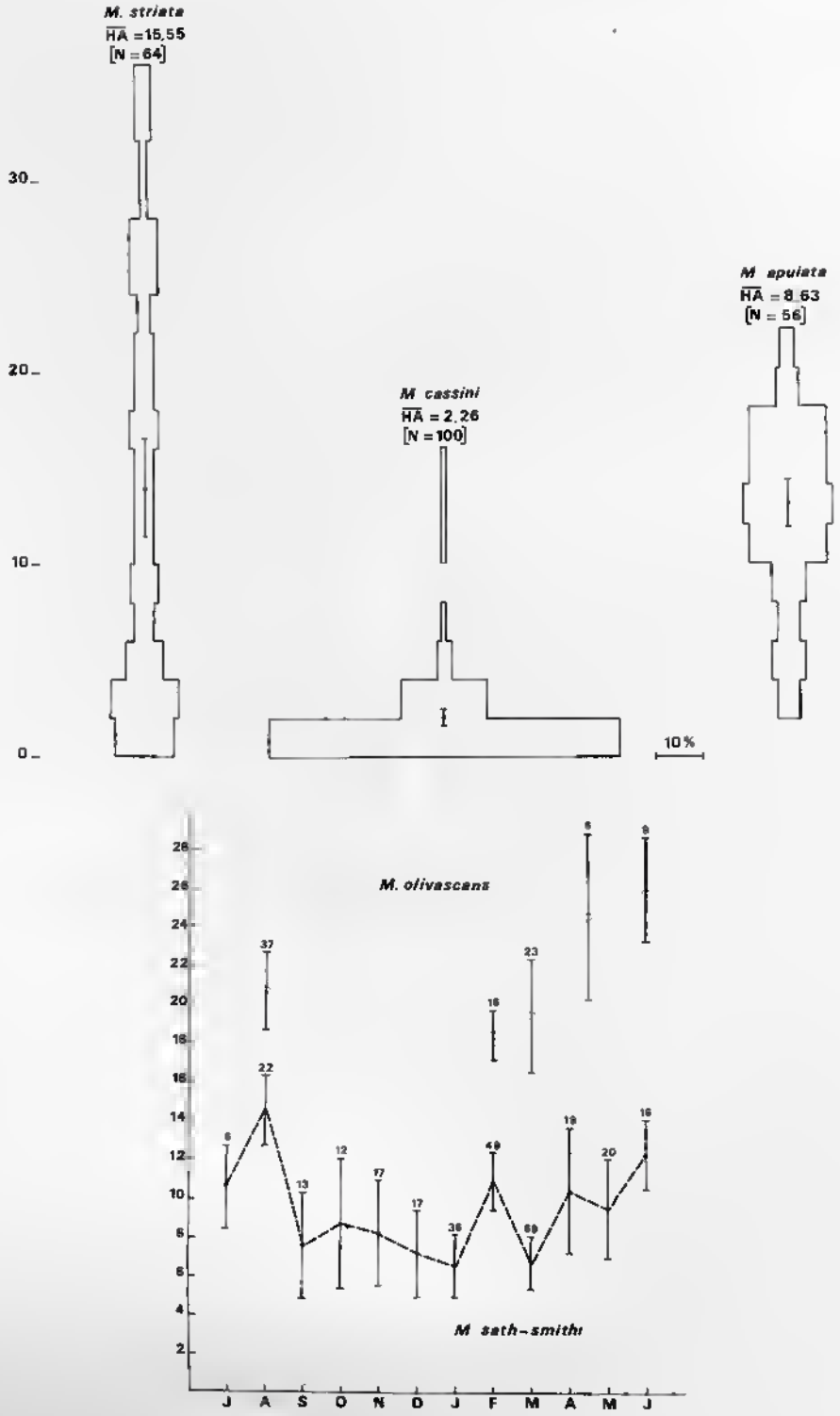
Muscicapa olivascens

Les données dont nous disposons ne nous permettent d'établir des diagrammes représentatifs de la répartition verticale que pour les grandes saisons séche et pluvieuse. Aux autres saisons, nous n'avons effectué que des observations épisodiques. D'une maniére générale l'espéce est assez bien localisée dans le haut des strates moyennes et dans la voûte forestiére ($\overline{HA}$ annuel = 11,38). Il existe des différences saisonniéres, du moins sur le matériel analysable (fig. 28). En grande saison séche, ce gobe-mouche a été observé entre 2 et 32 m ($\overline{HA}$ = 10,15) : 50 % des contacts ont eu lieu tant au-dessus qu'en-dessous de 22 m, mais 35 % entre 24 et 28 m. Pendant la grande saison des pluies, l'amplitude d'habitat dans la dimension verticale reste la même ($\overline{HA}$ = 10,10) mais couvre les strates comprises entre 6 et 36 m. La hauteur moyenne y est toutefois inférieure á celle de la saison humide : 74,5 % des observations en-dessous de 22 m, dont 59,6 % entre 14 et 22 m.

Muscicapa caerulescens

Cette espéce s'étale sur un large éventail de hauteurs puisqu'elle se rencontre entre 6 et 38 m (fig. 29) et présente un indice d'occupation verticale du milieu relativement élevé ($\overline{HA}$ = 13,69). Si 50 % des contacts ont eu lieu de part et d'autre de la ligne des 20 m, on remarquera que 33 % concernent les niveaux entre 10 et 16 m et 25 % ont été effectués au-dessus de 30 m. Si l'on ajoute les 17 % entre 20

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

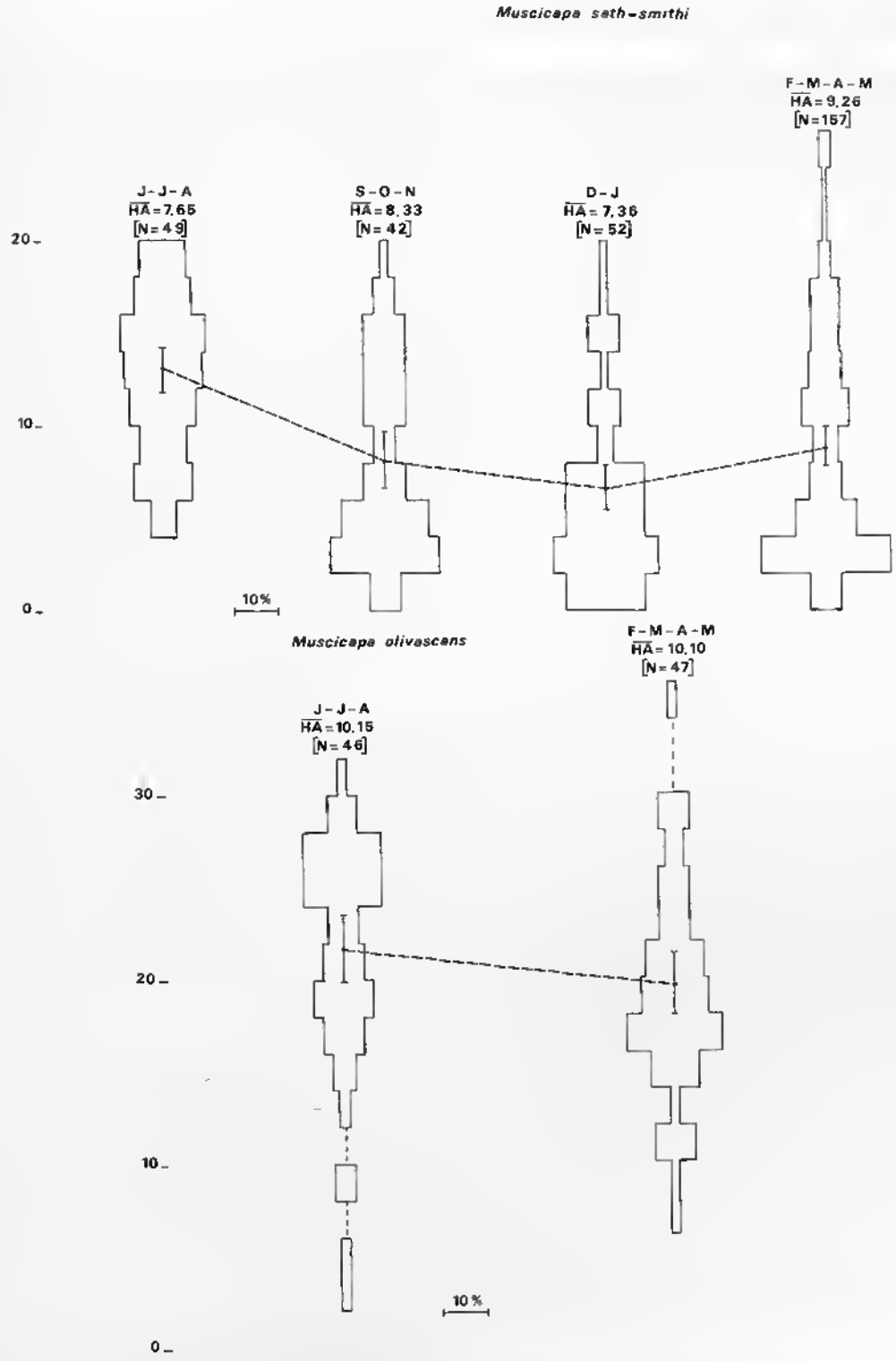


FIG. 28. — Distribution verticale, dans la végétation, des Muscicapinés du Nord-Est du Gabon : *M. striata*, *M. cassini*, *M. sethsmithi*, *M. epulata* et *M. olivascens*. En ordonnée : hauteur en mètres ; en abscisse : % des observations ; N : nombre d'observations ; $\overline{HA}$: indice d'amplitude d'occupation verticale du milieu ; les saisons sont désignées par l'initiale des mois les concernant ; sur chaque histogramme sont indiqués la hauteur moyenne et son intervalle de confiance. Le graphique en bas à gauche montre la variation mensuelle de la hauteur moyenne à laquelle s'observent *M. sethsmithi* et *M. olivascens* sur le même terrain en forêt primaire.

Source : MNHN, Paris

et 24 m, nous retrouvons là les étagements de végétation des vieilles formations secondaires cultivées.

Notre matériel, trop réduit, ne nous a pas permis de procéder à des analyses saisonnières.

Myioparus griseigularis

Très plastique dans l'occupation des niveaux architecturaux forestiers ($\overline{HA}$ annuel = 13,33), il peut se rencontrer entre 2 et 38 m de hauteur mais

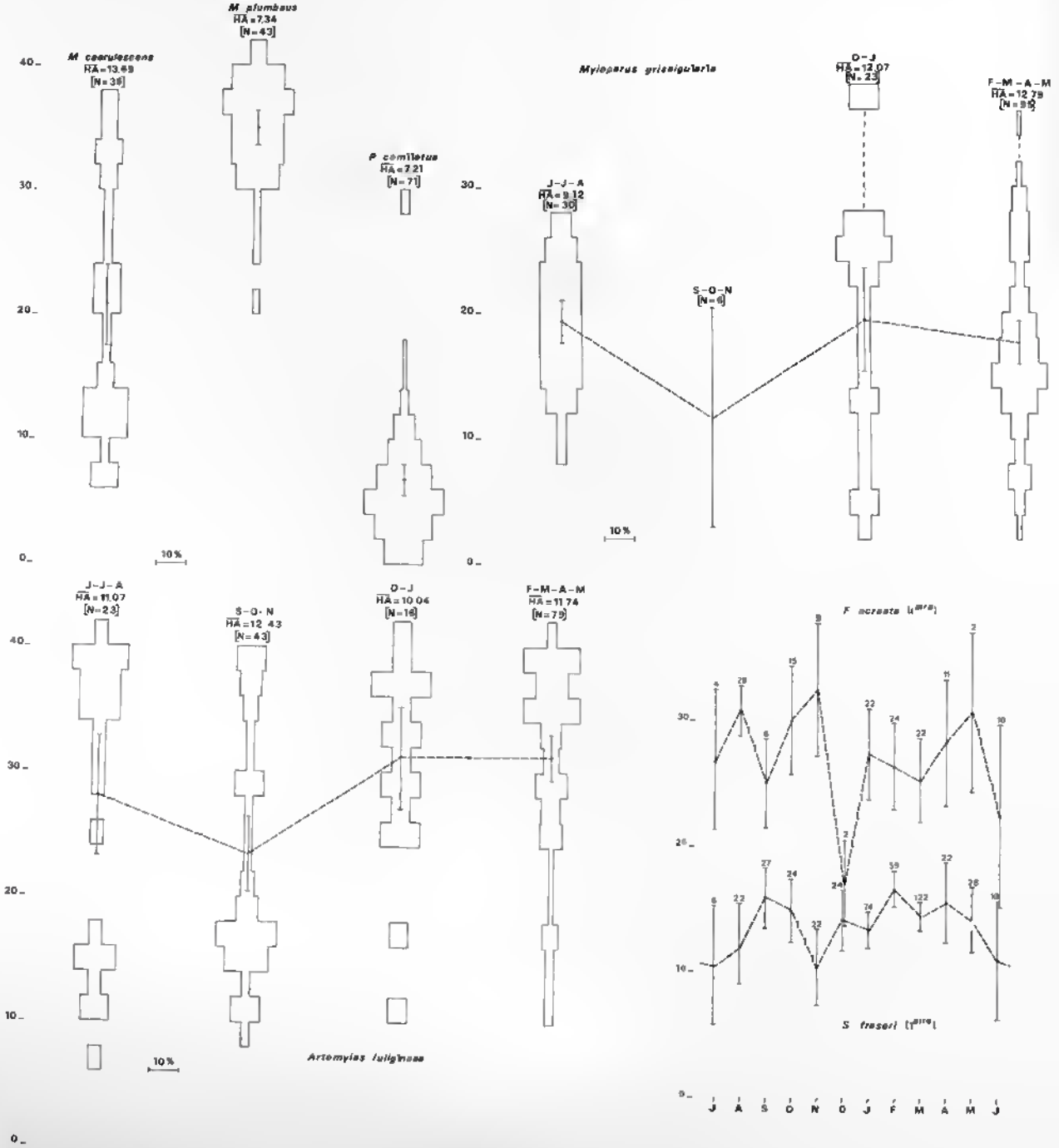


FIG. 29. — Distribution verticale, dans la végétation, des Muscicapines du Nord-Est du Gabon : *M. caerulescens* (en haut à gauche), *M. griseigularis* (en haut à droite), *M. plumbeus*, *P. comitatus* (en haut), *A. fuliginosa* (en bas à gauche), *M. fraseri* et *F. ocreata* (en bas à droite). Mêmes symboles que pour la fig. 28. Le graphique en bas à droite illustre la variation de la hauteur moyenne à laquelle s'observent *S. fraseri* et *F. ocreata* en forêt primaire.

Source : MNHN, Paris

fréquente essentiellement la partie supérieure des strates moyennes et la voûte : globalement 78 % des contacts ont eu lieu entre 12 et 18 m. De toute évidence il existe une certaine variation saisonnière dans les hauteurs fréquentées préférentiellement (fig. 29). Pendant la grande saison séche, la répartition verticale est assez homogéne entre 8 et 28 m, avec toutefois 67 % des observations entre 14 et 24 m. En revanche, durant la petite saison séche l'espèce se rencontre entre 2 et 38 m, c'est-á-dire á tous les niveaux de la végétation forestiére, montrant néanmoins une certaine attirance vers les strates comprises entre 22 et 28 m (39 % des contacts). On remarquera que si cet oiseau fréquente la voûte dans les mêmes proportions lors des deux saisons séches (43,3 % et 43,5 % respectivement entre 20 et 28 m), il se tient davantage dans le haut de celle-ci pendant la petite que durant la grande (30,4 % contre 16,7 % entre 24 et 28 m). En grande saison des pluies, l'amplitude d'occupation verticale est maximale mais la voûte paraît moins fréquentée (21,5 % entre 20 et 28 m) comparativement aux strates moyennes (51 % entre 12 et 20 m), bien que 8 % des observations concernent les grands émergents.

Myioparus plumbeus

Le petit nombre de contacts ne nous permet pas de déceler une éventuelle variation saisonniére dans l'occupation des divers niveaux de la végétation. La fig. 29 montre clairement que cet oiseau est typiquement lié aux hautes frondaisons ($\overline{HA}$ = 7,34) puisque nous ne l'avons jamais rencontré en-dessous de 20 m et que 86 % des observations se situent entre 30 et 40 m, c'est-á-dire dans les couronnes des grands émergents qui subsistent dans les zones cultivées.

Pedilorhynchus comitatus

Peut-être en raison de l'irrégularité de notre échantillonnage au cours de l'année, nous ne pouvons pas non plus, pour cette espéce, détecter de variation saisonniére. Globalement, elle demeure localisée aux couches inférieures et moyennes de la végétation secondaire (fig. 29, $\overline{HA}$ = 7,21) : 84,5 % des rencontres ont eu lieu á moins de 10 m de hauteur (60,6 % entre 2 m et 8 m). Les observations au-dessus de 20 m sont exceptionnelles et portent sur 2 contacts en novembre 1973 dans une trés vieille plantation abandonnée que nous avons régulièrement visitée aprés coup mais sans jamais plus y revoir ces oiseaux ailleurs que dans les couches basses de la végétation. Nous demeurons quand même persuadé qu'il s'agissait bien de *Pedilorhynchus* et non pas de *M. caerulescens*.

Artomyias fuliginosa

Cet oiseau est relativement peu spécialisé dans l'occupation verticale du milieu puisque $\overline{HA}$ annuel = 13,94. Toutefois, il montre une certaine propension á fréquenter les points dominants ; c'est ainsi qu'en moyenne, au cours de l'année, 50 % des observations concernent des individus situés á plus de 30 m de hauteur. En dépit de la petitesse de certains échantillons saisonniers, nos données font apparaître une nette variation au long du cycle annuel (fig. 29). Pendant la grande saison séche, 65 % des contacts ont été effectués au-dessus de 24 m (43,5 % entre 34 et 40 m) et 35 % entre 6 et 18 m (26 % entre 10 et 16 m), c'est-à-dire une occupation maximale des niveaux les plus riches en végétation arborescente dans les formations secondaires habitées par l'espéce. Durant la petite saison des pluies, la fréquentation des grands émergents diminue (23 % entre 34 et 40 m) au profit des arbres sous-jacents (60,5 % en-dessous de 24 m, dont 32,5 % entre 14 et 18 m). En petite saison séche, l'oiseau réexploiterait davantage les hautes frondaisons puisque les 9/10^{e} des observations portent sur des hauteurs supérieures á 24 m. Pendant la grande saison pluvieuse, l'occupation des niveaux supérieurs est prédominante : 83,5 % au-dessus de 24 m dont 45,6 % entre 34 et 40 m.

Stizorhina fraseri

En forêt primaire, il occupe essentiellement le sous-bois oú il se montre á tous les étages de la végétation qui vont du sol jusqu'á la base de la voûte bien qu'il monte aussi á l'occasion dans les émergents ($\overline{HA}$ annuel = 12,41). La variation saisonniére est bien marquée (fig. 30). En grande saison sèche, on le rencontre du sol jusqu'á 24 m mais il se concentre en fait dans deux niveaux : 42 % entre 0 et 8 m (16 % entre 0 et 2 m) et 44,5 % entre 12 et 20 m (dont 38 % au-dessus de 14 m). Pendant la petite saison des pluies, les deux zones préférentielles demeurent mais inégales : 25 % entre 0 et 8 m (dont 16 % de 2 á 6 m) et 63 % entre 10 et 20 m. En petite saison séche, l'étagement entre le sol et 26 m est déjá plus régulier ($\overline{HA}$ = 11,35) bien que 50 % des observations concernent l'espace compris entre 10 et 18 m. Durant la grande saison pluvieuse, l'amplitude d'occupation verticale est maximale ($\overline{HA}$ = 12,13) et encore plus homogéne avec cependant une tendance á fréquenter de préférence les strates moyennes et le bas des hautes frondaisons : 67,6 % entre 10 et 22 m dont 41,5 % entre 14 et 20 m. La fig. 29 traduit les mêmes tendances á partir de la courbe mensuelle ; on

Source : MNHN, Paris

remarquera cependant que les moyennes les plus fortes se situent en tout début des saisons des pluies.

Dans les formations secondaires, où la végétation est dans l'ensemble nettement plus basse que dans la grande forêt, l'espèce vit à des hauteurs moindres. On la rencontre essentiellement entre le sol et 24 m bien qu'elle puisse à l'occasion s'aventurer dans les hauts émergents ($\overline{HA}$ annuel = 10,03). Si globalement dans l'année 50 % des observations s'effectuent en-dessous de 10 m, la variation saisonnière est bien nette comme l'atteste la fig. 30. Nous n'avons pas de données suffisantes pour caractériser la grande saison sèche. En revanche, pendant la petite saison des pluies, *Stizorhina* est nettement localisé en-dessous de 6 m où sont enregistrés 61,5 % des contacts (dont 23,1 % entre 0 et 2 m) contre 19,2 % au-dessus de 12 m. Pendant la petite saison sèche, s'il demeure toujours essentiellement en-dessous de 12 m (19 % supérieurs à cette hauteur), et si 14 % des données concernent encore la classe 0-2 m, il préfère cependant les niveaux compris entre 6 et 12 m (57 %). Durant la grande saison des pluies l'amplitude verticale est maximale : 12 % intéressent encore la strate 0-2 m mais 44 % dépassent les 12 m.

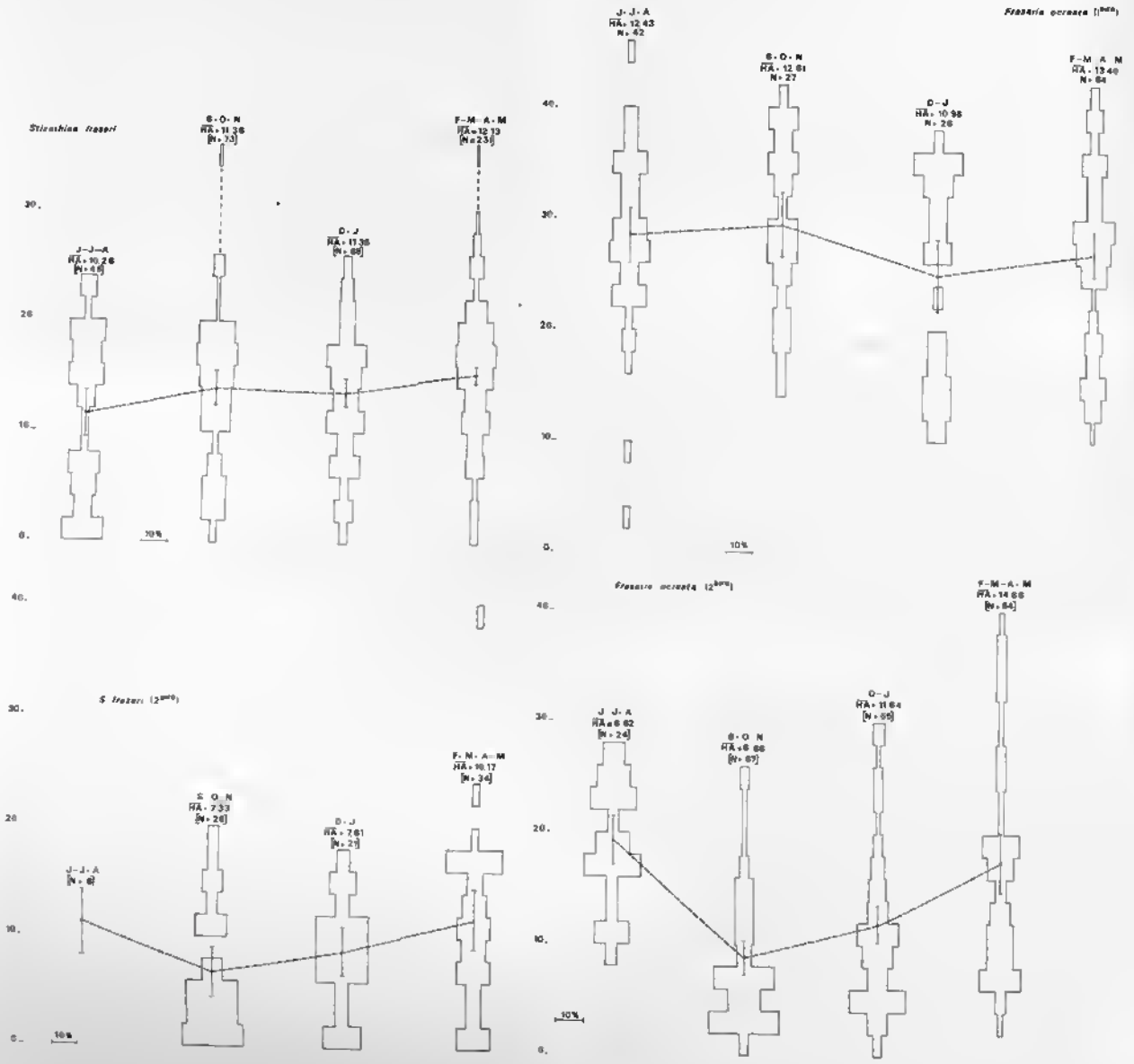


FIG. 30. — Distribution verticale, dans la végétation, de *Stizorhina fraseri* (à gauche) et de *Fraseria ocreata* (à droite). En haut : en forêt primaire ; en bas : dans les formations secondaires. Pour le reste, cf. fig. 28.

Source : MNHN, Paris

Fraseria ocreata

En forêt primaire, c'est un oiseau que l'on rencontre pratiquement à tous les niveaux de végétation ($\overline{HA}$ annuel = 14,94) mais qui montre cependant une nette préférence pour les couches supérieures (voûte et émergents) où 62 % des contacts annuels ont été effectués au-dessus de 26 m. La fig. 30 révèle une variation saisonnière bien marquée (cf. aussi fig. 29). En grande saison sèche, si quelques oiseaux descendent dans les strates basses, la majorité se tient dans les hautes frondaisons (89 % au-dessus de 22 m), essentiellement dans la voûte continue (46 % entre 22 et 30 m contre 39 % au-dessus). Durant la petite saison pluvieuse, l'espèce demeure localisée dans les hauts niveaux, au-dessus de 14 m, mais occupe largement la voûte et les émergents (33 % entre 22 et 30 m, 44 % au-dessus). Pendant la saison sèche, si elle occupe toujours les strates supérieures (21 % entre 22 et 30 m, 38 % au-dessus), elle descend davantage dans le sous-bois (41 % entre 10 et 20 m). En grande saison des pluies, sa fréquentation des divers niveaux est plus homogène tant dans le sous-bois (28 % entre 10 et 20 m) que dans la voûte et les émergents (38,5 % entre 22 et 30 m, 31 % au-dessus) ; l'amplitude d'occupation de l'étagement du milieu est alors maximale.

Dans les formations secondaires où l'étagement végétal est beaucoup moins continu, on peut le rencontrer du sol jusque dans les grands émergents ($\overline{HA}$ annuel = 15,17) bien que ces derniers ne soient en réalité guère fréquentés (90 % des observations en-dessous de 26 m). Le taux d'occupation des diverses strates varie selon la saison comme l'illustre la fig. 30. En grande saison sèche, l'amplitude verticale est minimale ; si l'espèce s'observe entre 8 et 28 m, 75 % des contacts ont été établis entre 16 et 28 m. En revanche, pendant la petite saison des pluies, si elle montre toujours à peu près la même amplitude, cette fois de 0 à 26 m, elle se localise très nettement entre le sol et 8 m (63 %). Pendant la petite saison sèche, l'amplitude augmente (0-30 m) en même temps que s'amorce une remontée dans les couches moyennes (54 % entre 4 et 12 m), qui s'affirme en grande saison pluvieuse (67 % entre 6 et 20 m) quand l'amplitude verticale est maximale.

Fraseria cinerascens

Il est typiquement un hôte des strates basses ($\overline{HA}$ annuel = 3,58) comprises entre 0 et 4 m (82 % des observations). La variation saisonnière existe (fig. 31) mais elle est de faible amplitude et traduit surtout le degré d'inondation de ses biotopes en fonction du cycle de montée des eaux.

Hyliota violacea

Nous n'avons que très peu observé cet oiseau en avril, juin et juillet. Tous les individus notés l'ont été entre 28 et 35 m, dans les feuillages supérieurs de la voûte et des émergents : 7 hauteurs relevées donnent une moyenne de 32,7 ± 1,7 m (moyenne et intervalle de confiance).

Megabyas flammulatus

Voici une autre espèce sur laquelle nous ne possédons, malheureusement, que très peu de données, recueillies en novembre, décembre et mars. En grande forêt naturelle ou remaniée, nous l'avons observé entre 18 et 36 m, dans la voûte et les hauts émergents ; 10 contacts donnent une hauteur moyenne de 26,2 ± 4,2 m. Dans les formations secondaires nous l'avons rencontré entre 12 et 15 m (3 contacts).

Bias musicus

Oiseau que l'on rencontre aux divers niveaux de la végétation, depuis les arbrisseaux jusqu'aux grands émergents ($\overline{HA}$ annuel = 13,20), il montre cependant une très nette préférence pour la couronne des plus hauts arbres. Sa fréquentation des diverses couches de feuillages varie de manière saisonnière (fig. 31). Pendant la grande saison sèche, ce gobe-mouche est très localisé aux houppiers des grands arbres : 80 % des observations ont été effectuées au-dessus de 30 m, dont 62,5 % entre 34 et 40 m. Durant la petite saison des pluies, s'il fréquente toujours la cimes des émergents (42 % au-dessus de 30 m dont 34 % entre 34 et 40 m), il descend davantage dans la végétation sous-jacente puisque 37 % des contacts concernent l'étagement de 24 à 30 m et 13 % celui inférieur à 20 m. En petite saison sèche, il accuse une remontée dans les plus hauts niveaux de la végétation (52 % au-dessus de 30 m dont 25 % entre 34 et 40 m) mais fréquente encore les strates inférieures et médianes ; son occupation verticale du milieu est ainsi très homogène entre 24 et 40 m, d'où un indice d'amplitude maximum. En fait, la variation de niveau moyen serait assez forte entre décembre et janvier (fig. 32). Pendant la grande saison pluvieuse, la tendance à une localisation dans les plus hauts arbres s'affirme : 64,5 % au-dessus de 30 m, dont 49,5 % entre 34 et 40 m.

Batis minima

La fig. 31 illustre son mode d'occupation verticale du milieu. Nous n'avons malheureusement pas

Source : MNHN, Paris

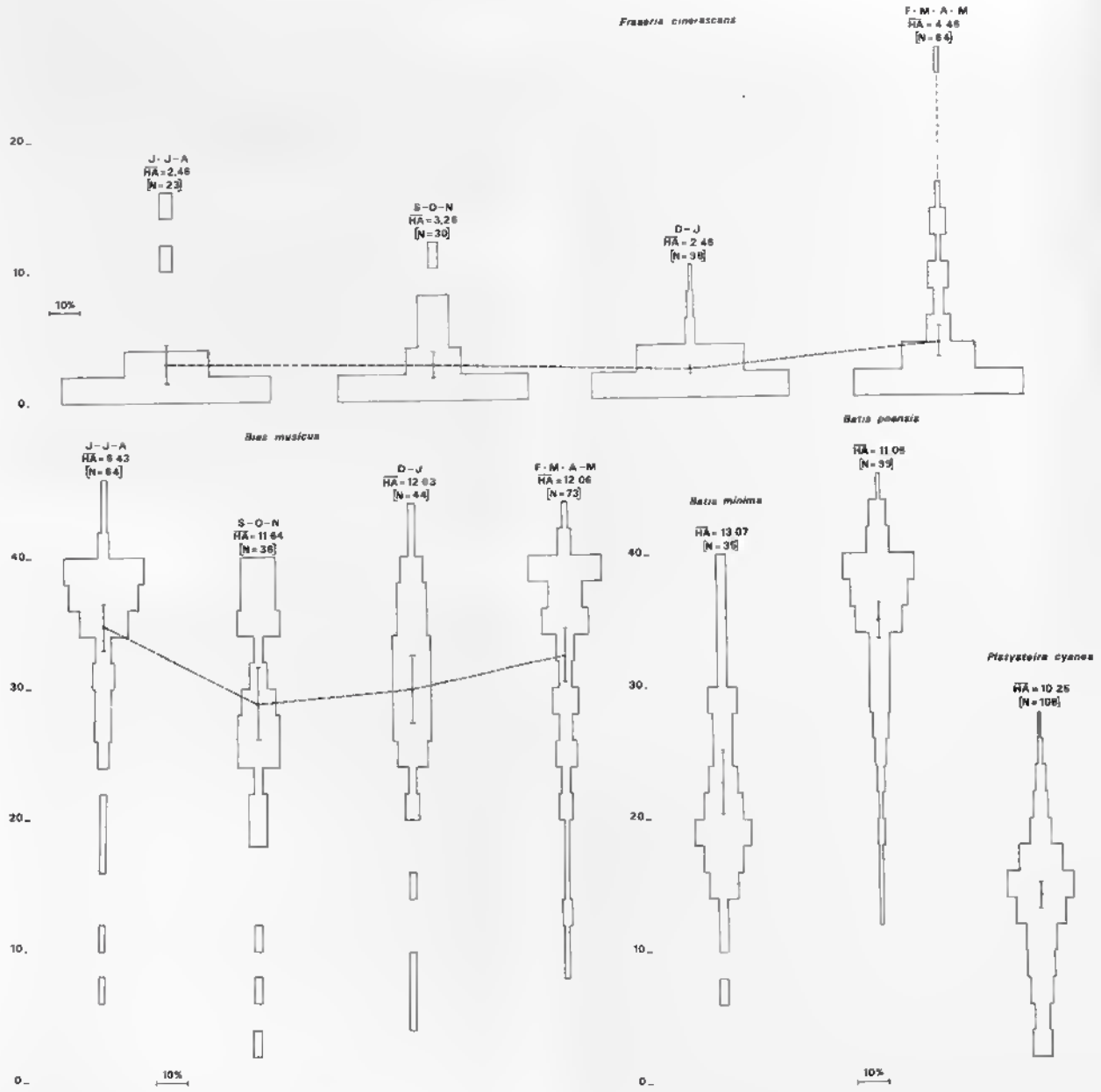


FIG. 31. — Occupation verticale du milieu : en haut, *F. cinerascens* ; en bas, *B. musicus* (diagrammes saisonniers), *B. minima*, *B poensis* et *P. cyanea* (diagrammes annuels). Pour les autres indications, cf. fig. 28.

assez de données pour déceler une éventuelle variation saisonnière. Nous remarquerons que seulement 14,3 % des observations concernent des hauteurs supérieures à 30 m et que 57 % se localisent dans les strates comprises entre 14 et 24 m ($\overline{HA}$ = 13,07).

Batis poensis

Nos données, trop réduites pour les petites saisons des pluies et sèches, ne nous autorisent pas à affirmer l'absence de variation saisonnière comme le laisserait supposer l'analyse des hauteurs moyennes. Nous attirerons l'attention sur la localisation de cette espèce, par rapport à la précédente, dans les niveaux les plus élevés de la végétation puisque 78 % des contacts ont été effectués à des hauteurs supérieures à 30 m, dont 52,5 % entre 34 et 40 m, dans les couronnes des grands arbres qui dominent les zones cultivées (fig. 31, $\overline{HA}$ = 11,05).

Source : MNHN, Paris

Platysteira cyanea

Cette espéce ne monte pas dans les grands émergents : les hauteurs préférentielles, auxquelles se situent la moitié des observations, s'étagent entre 12 et 18 m (fig. 31, $\overline{HA}$ = 10,25). Nos données, maigres entre septembre et janvier, ne justifient pas de construire des histogrammes saisonniers. Toutefois, l'occupation de l'étagement de la végétation n'est pas constante au long de l'année. Ainsi, en grande saison séche, la hauteur moyenne est de 15,3 m (σ = 4,47 ; N = 36) avec 61 % des observations entre 10 et 16 m et 11 % en-dessous. En revanche, pendant la petite saison des pluies, cette hauteur moyenne tombe á 11,3 m (σ = 5,08 ; N = 17), 41 % des contacts étant localisés en-dessous de 10 m, le reste entre 10 et 18 m. En petite saison séche, la situation n'évolue guére : $\bar{x}$ = 12,3 m (σ = 5,87 ; N = 16). Par contre, pendant la grande saison pluvieuse, l'espéce réoccupe davantage les feuillages plus élevés : $\bar{x}$ = 15,4 m (σ = 5,17 ; N = 39), fréquentant de maniére beaucoup plus homogéne les divers niveaux végétaux.

Diaphorophyia castanea

En forêt primaire, l'espéce fréquente toutes les strates depuis les plus basses jusqu'á la voûte oú elle pénétre mais sans la dépasser pour atteindre les émergents. Son indice d'amplitude d'occupation verticale moyen ($\overline{HA}$ annuel = 11,30) indique toutefois l'existence de zones préférentielles. De fait, la variation saisonniére est bien prononcée (fig. 32). En grande saison séche, 80 % des observations se situent au-dessus de 12 m, dont 52 % entre 12 et 20 m dans les couches supérieures du sous-bois, le reste dans la voûte. Cette derniére est pratiquement délaissée durant la petite saison pluvieuse, l'oiseau se cantonne alors dans les parties plus basses du sous-bois ; seuls 35 % des contacts concernent des hauteurs supérieures á 12 m et 78 % se placent entre 4 et 16 m, dont 61 % entre 6 et 14 m. Pendant la petite saison séche, le niveau moyen accuse une remontée bien que l'espéce soit toujours essentiellement localisée dans les parties hautes du sous-bois : 66 % des observations au-dessus de 12 m dont 49 % entre 12 et 18 m. Lors de la grande saison des pluies, l'amplitude verticale est maximale. Si l'oiseau fréquente á nouveau la voûte, il occupe de préférence et de maniére assez homogéne les étages moyens et supérieurs du sous-bois : 73,5 % au-dessus de 12 m, 68 % entre 10 et 20 m. La fig. 32 illustre la variation au cours de l'année de la hauteur moyenne mensuelle : on y retrouve le schéma décrit ci-dessus à partir de l'analyse saisonniére. Ayant beaucoup de données sur cette espéce, nous avons cherché s'il existait des différences en comparant, selon les années, les mois pour lesquels notre matériel était suffisant. Le tableau XIX ne met en évidence des variations statistiquement significatives que pour les mois de décembre et janvier, c'est-á-dire pendant la petite saison séche qui est, nous l'avons dit plus haut (cf. fig. 2), trés irréguliére d'une année à l'autre. En revanche, pour les autres mois, la bonne concordance des résultats conforte notre description de la fréquentation différentielle des étagements de végétation au long du cycle annuel et atteste de la régularité du phénoméne.

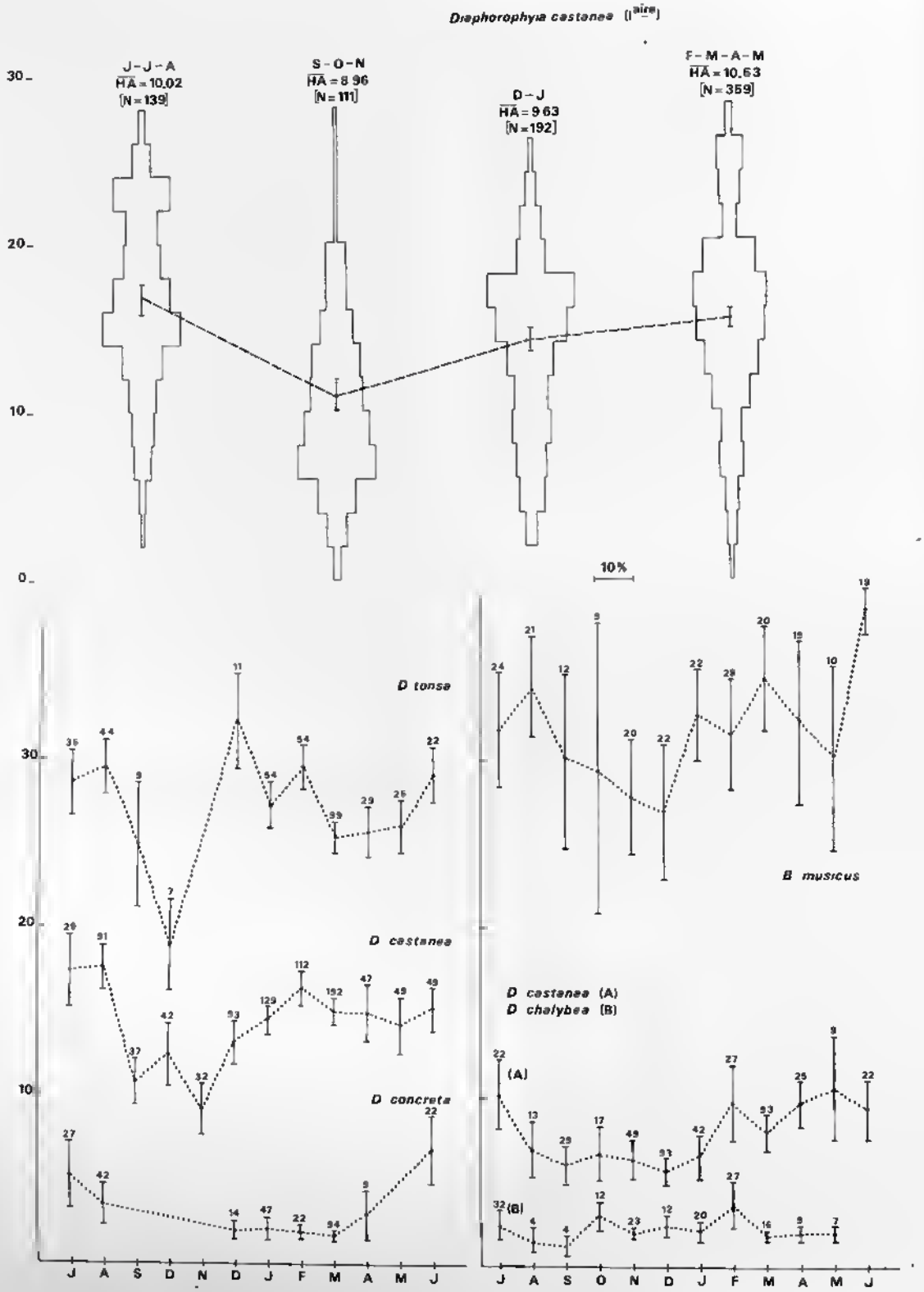
Dans les formations secondaires, l'espéce occupe également une large gamme de niveaux végétaux ($\overline{HA}$ annuel = 9,42). La variation saisonniére y est aussi marquée (fig. 32). En grande saison séche,

TABLEAU XIX. — Variation annuelle de la hauteur moyenne mensuelle de chasse de *Diaphorophyia castanea* en forêt primaire.

Mois	Année	N	X	σ	Z du test U	
Janvier	1973	18	10,0	2,86	2,51*	4,64**
	1975	35	13,4	5,06	2,49*	
	1977	86	15,9	4,85		
Février	1974	15	15,0	6,68	1,44 N.S.	0,86 N.S.
	1975	38	17,5	5,51	0,88 N.S.	
	1977	60	16,1	5,58		
Mars	1974	75	14,5	4,99	1,25 N.S.	1,37 N.S.
	1975	39	15,4	5,82	0,46 N.S.	
	1977	39	15,8	3,35		
Novembre	1972	12	8,4	4,32	1,15 N.S.	
	1973	20	9,8	4,33		
Décembre	1972	20	11,3	4,23	2,45*	
	1976	33	14,3	4,22		

N = effectif ; X = moyenne ; σ = écart-type. Les comparaisons ont été soumises au test U de Mann-whitney ; le degré de signification statistique est exprimé par des astérisques . * = $p < 0.05$, ** = $p < 0,001$, N.S. = $p > 0.05$.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

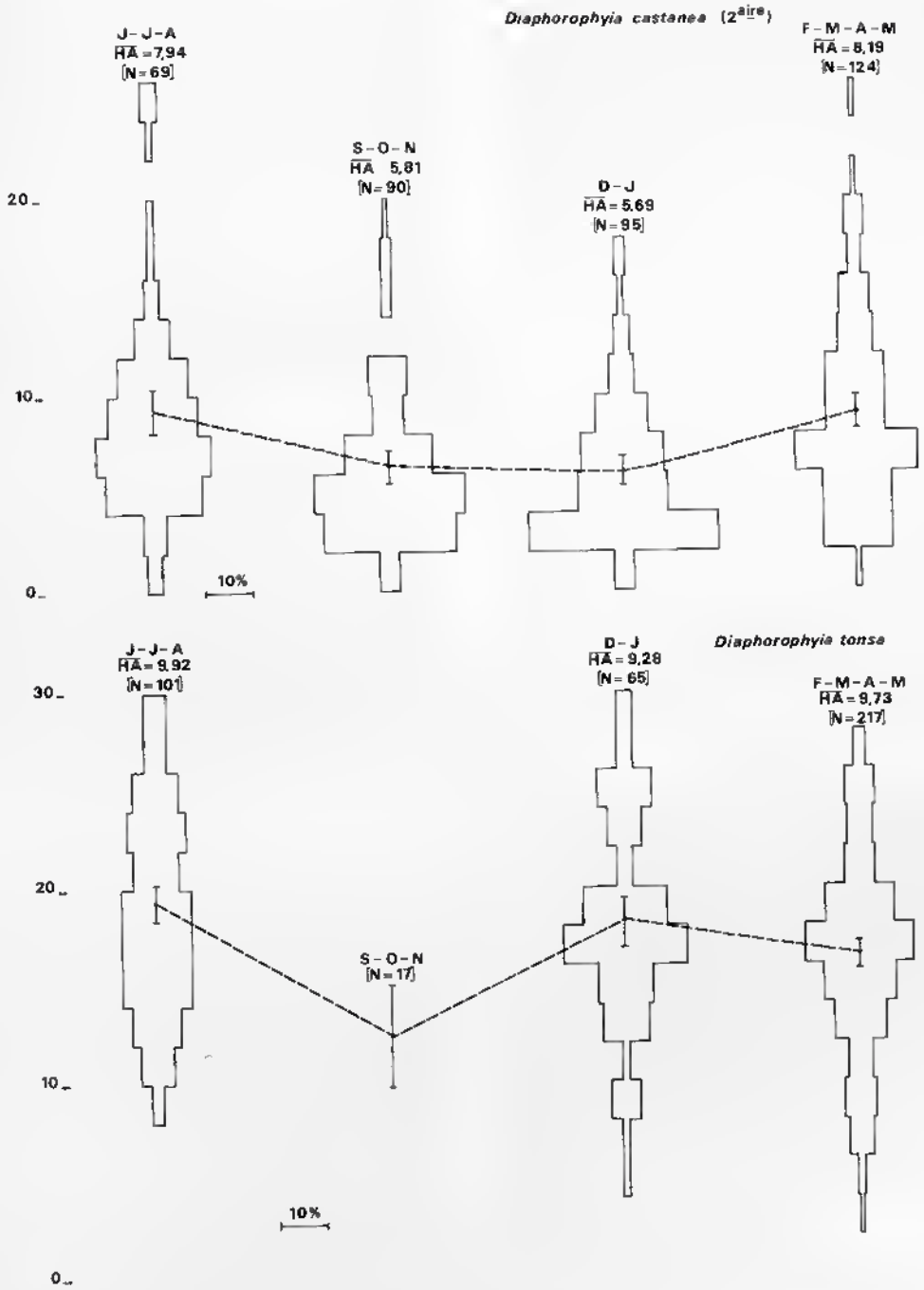


FIG. 32. — Occupation verticale du milieu . en haut, *D. castanea* (à gauche en forêt primaire, à droite dans les formations secondaires) ; en bas à droite, *D. tonsa* ; en bas à gauche : variation mensuelle de la hauteur moyenne à laquelle évoluent *B. musicus* et les *Diaphorophyia* dans les formations secondaires (graphiques de droite) et en forêt primaire (graphiques de gauche). Cf. aussi fig. 28.

Source : MNHN, Paris

73,5 % des observations concernent les strates supérieures à 6 m, 75 % se situant entre 4 et 12 m. En revanche, pendant la petite saison des pluies, l'occupation du milieu au-dessus de 6 m est minimale (38 %), les trois quarts des contacts ayant été effectués entre 2 et 8 m (75,5 %). Durant la petite saison sèche, l'espèce fréquente toujours autant les bas niveaux (39 % au-dessus de 6 m et 74 % entre 2 et 8 m) mais cette fois avec une préférence plus marquée pour les hauteurs entre 2 et 4 m. Par la suite, en grande saison pluvieuse, l'amplitude verticale devient maximale (78 % entre 2 et 12 m, 70 % au-dessus de 6 m), l'oiseau réoccupant plus régulièrement les divers niveaux.

Diaphorophyia tonsa

Jumeau du précédent, cet oiseau qui habite lui aussi la forêt primaire, fréquente en revanche essentiellement la voûte et les émergents bien qu'il descende à l'occasion dans le sous-bois ($\overline{HA}$ annuel = 10,33). En grande saison sèche (fig. 32), il demeure confiné dans les niveaux supérieurs de l'étagement forestier : 2 % seulement des contacts ont été effectués en-dessous de 20 m. Il occupe un peu plus la voûte continue que les émergents : 58 % entre 20 et 30 m contre 40 % au-dessus. Pendant la petite saison des pluies, il semblerait descendre davantage dans le sous-bois (8 observations sur 17 entre 14 et 20 m). Malheureusement, lors de nos séjours à cette période de l'année nous n'étions pas encore bien familiarisé avec lui, notamment avec ses vocalisations qui permettent de le détecter. Durant la petite saison sèche, il fréquente beaucoup plus nettement la voûte forestière (63 % entre 20 et 30 m) que les émergents (28 % au-dessus de 30 m) mais se montre aussi dans le haut du sous-bois (9 % en-dessous de 20 m). Pendant la grande saison des pluies l'occupation verticale du milieu reste sensiblement la même bien que soit manifeste une tendance à délaisser les émergents au profit du sous-bois : 13 % en-dessous de 20 m, 67 % entre 20 et 30 m et 20 % au-dessus.

La fig. 32 donne les valeurs moyennes mensuelles des hauteurs auxquelles se rencontre ce gobe-mouche. Elle illustre clairement la nette séparation entre *castanea* et *tonsa* dans leur occupation des divers niveaux de l'étagement forestier.

Diaphorophyia blissetti chalybea

Oiseau des formations secondaires, il demeure localisé dans les strates les plus basses de la végétation (fig. 33) ($\overline{HA}$ annuel = 2,77). Bien que faible, la variation saisonnière des niveaux fréquentés est évidente. En grande saison sèche, si ce gobe-mouche se tient essentiellement en-dessous de 2 m, 17 % des observations concernent cependant des hauteurs supérieures à 4 m. En revanche,

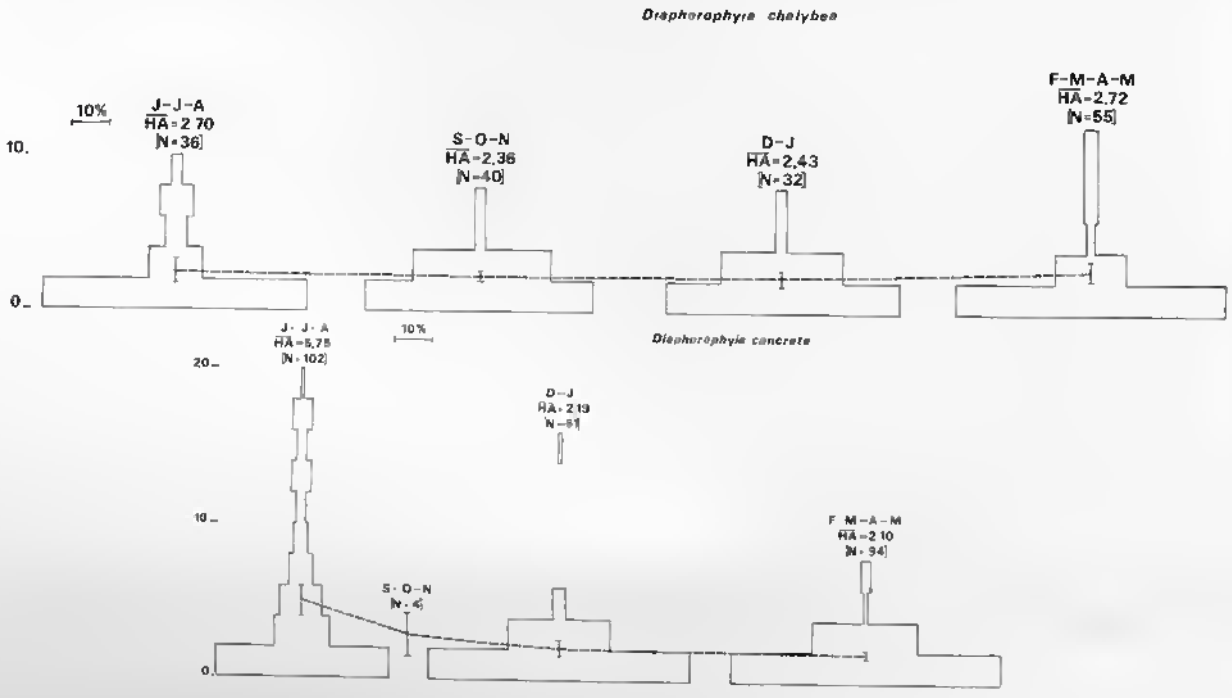


FIG. 33. — Occupation verticale du milieu ; en haut, *D. blissetti chalybea* ; en bas, *D. concreta*. Cf. aussi fig 28.

Source : MNHN, Paris

durant les petites saisons pluvieuse et séche, ce dernier taux tombe á 5 et 6 % respectivement, tandis que s'homogénéise l'occupation des niveaux entre 0 et 4 m. Pendant la grande saison des pluies, la situation se rapproche de celle de la grande saison séche : 12 % au-dessus de 4 m et fréquentation préférentielle de la végétation entre 0 et 2 m.

La fig. 32 illustre l'occupation différentielle des niveaux architecturaux qui sépare très nettement cette espéce de *castanea* lorsqu'ils sont en contact.

Diaphorophyia concreta

Cette espéce de la grande forêt naturelle se montre plutôt exclusive dans l'occupation verticale du milieu ; elle y est en effet localisée aux niveaux les plus bas du sous-bois ($\overline{HA}$ annuel = 3,37). Si elle fréquente préférentiellement pendant toute l'année les strates inférieures á 4 m, surtout celles en-dessous de 2 m, elle élargit considérablement son amplitude verticale pendant la grande saison séche quand 39 % des observations se situent entre 4 et 20 m ; elle atteint alors la limite inférieure des hautes frondaisons.

Sur la fig. 32 nous avons reporté les valeurs moyennes mensuelles des hauteurs fréquentées pour montrer comment se localisent distinctement dans l'architecture forestiére les trois *Diaphorophyia* qui habitent les formations primaires. Nous reviendrons plus loin sur leurs interactions.

Erythrocercus mccalli

On peut le rencontrer á tous les niveaux de l'étagement végétal dans la grande forêt ($\overline{HA}$ annuel = 15,18). Sa distribution verticale se modifie toutefois selon les saisons (fig. 34). En grande saison séche, il occupe tout le milieu ($\overline{HA}$ est maximal) mais fréquente préférentiellement la voûte et les émergents (76 % des observations au-dessus de 20 m, dont 29 % au-dessus de 30 m). Durant la petite saison des pluies, il prospecte davantage le sous-bois (42 % en-dessous de 20 m, dont 11 % en-dessous de 10 m), tout en se maintenant dans la voûte (42 % entre 20 et 30 m) mais en délaissant les émergents (16 % au-dessus de 30 m). Pendant la petite saison séche, il se localise essentiellement dans les frondaisons continues et les couches supérieures du sous-bois (82 % entre 10 et 30 m, dont 53 % entre 20 et 30 m). En grande saison des pluies, sa répartition est intermédiaire entre celles des deux saisons séches (85 % entre 10 et 30 m, mais 7,5 % au-dessus de 30 m et en-dessous de 10 m).

Elminia longicauda

L'espéce s'avére trés généraliste dans la fréquentation verticale de son habitat ($\overline{HA}$ = 14,44). Elle s'observe en effet á tous les niveaux depuis les bas buissons jusque dans la couronne des émergents dans les formations secondaires (fig. 34). On remarquera toutefois une certaine préférence pour les niveaux compris entre 14 et 22 m (44 % des observations). Nos données ne nous permettent malheureusement pas d'analyser les variations saisonnières.

Trochocercus nigromitratus

Cet oiseau du sous-bois de la grande forêt est strictement localisé dans les strates les plus basses ($\overline{HA}$ = 1,70) puisque 79 % des contacts ont été établis á moins de 2 m de hauteur (fig. 34). En grande saison séche et petite saison des pluies, il demeure très bas dans la végétation : les hauteurs moyennes (et intervalles de confiance) sont respectivement de 1,25 ± 0,23 m (N = 22) et de 1,15 ± 0,41 m (N = 13). En revanche, durant la petite saison séche et la grande période des pluies qui lui fait suite, il augmente l'amplitude verticale de sa distribution : 2,04 ± 0,57 m (N = 19) et 1,71 ± 0,37 m (N = 18) respectivement.

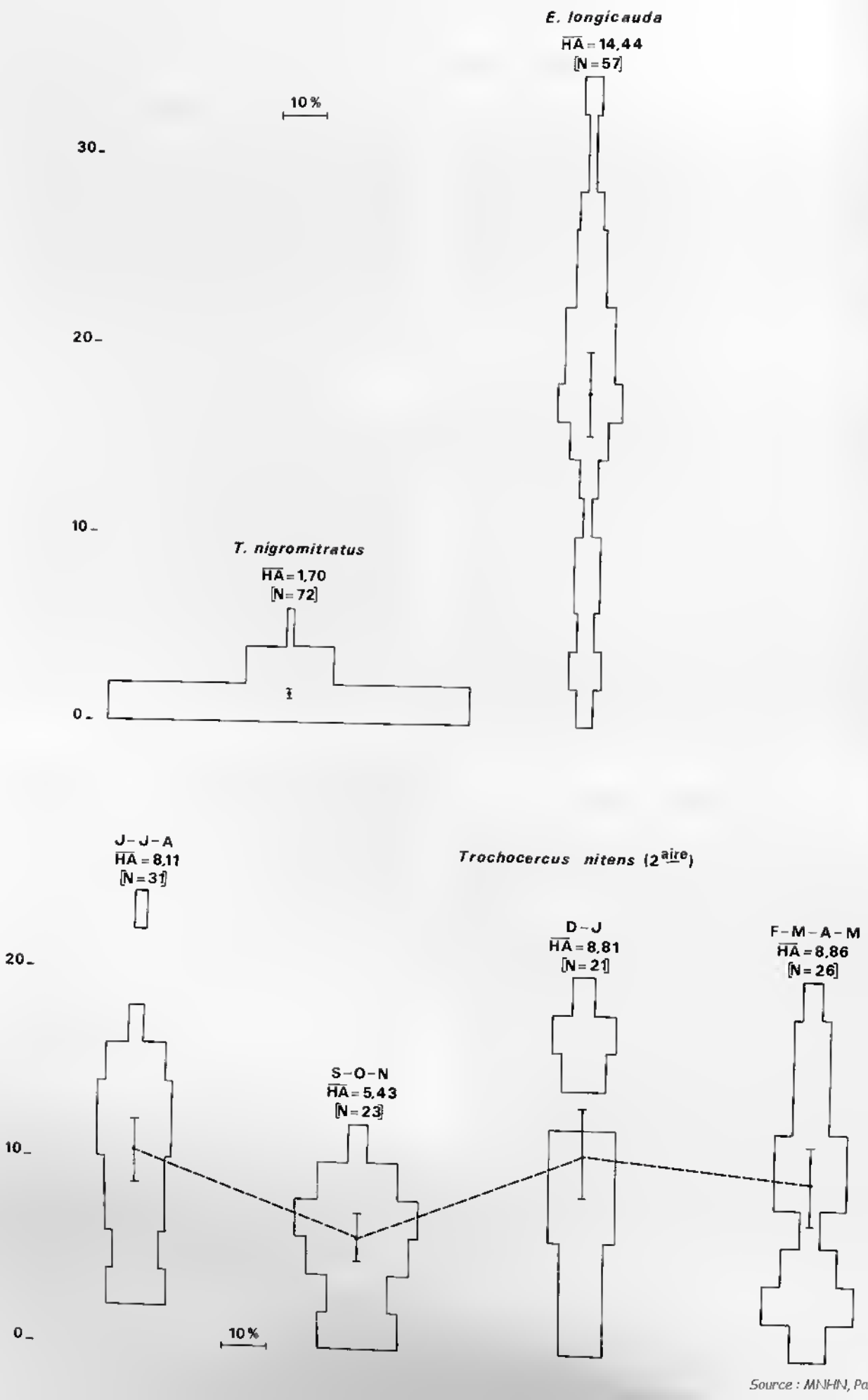
Trochocercus nitens

Nous avons souligné plus haut combien cet oiseau est lié aux fouillis végétaux, notamment aux denses rideaux de lianes. Ceci explique qu'il se rencontre á un grand nombre de niveaux.

En forêt primaire, il s'observe du sol jusque dans la voûte ($\overline{HA}$ annuel = 10,07). Sa fréquentation verticale varie cependant selon la saison (fig. 34). Aussi, pendant la grande saison séche, 66 % des observations portent sur des hauteurs comprises entre 14 et 20 m tandis qu'en petite saison des pluies, la même proportion concerne les niveaux entre 6 et 12 m. En petite saison séche, il occupe de maniére assez homogéne la végétation entre 6 et 18 m (80 % des contacts), alors qu'en grande saison pluvieuse, l'amplitude de la répartition atteint son maximum, bien que 7,5 % des données soient localisées entre 10 et 20 m.

Dans les formations secondaires, moins élevées, sa distribution sur l'échelle des hauteurs est tout aussi étalée ($\overline{HA}$ annuel = 9,29) et variable au gré des saisons (fig. 34). On remarquera les fortes amplitudes, assez homogénes, lors des saisons séches et en grande période pluvieuse, qui contrastent avec la trés nette localisation á moins de 10 m de hauteur pendant la petite saison des pluies.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

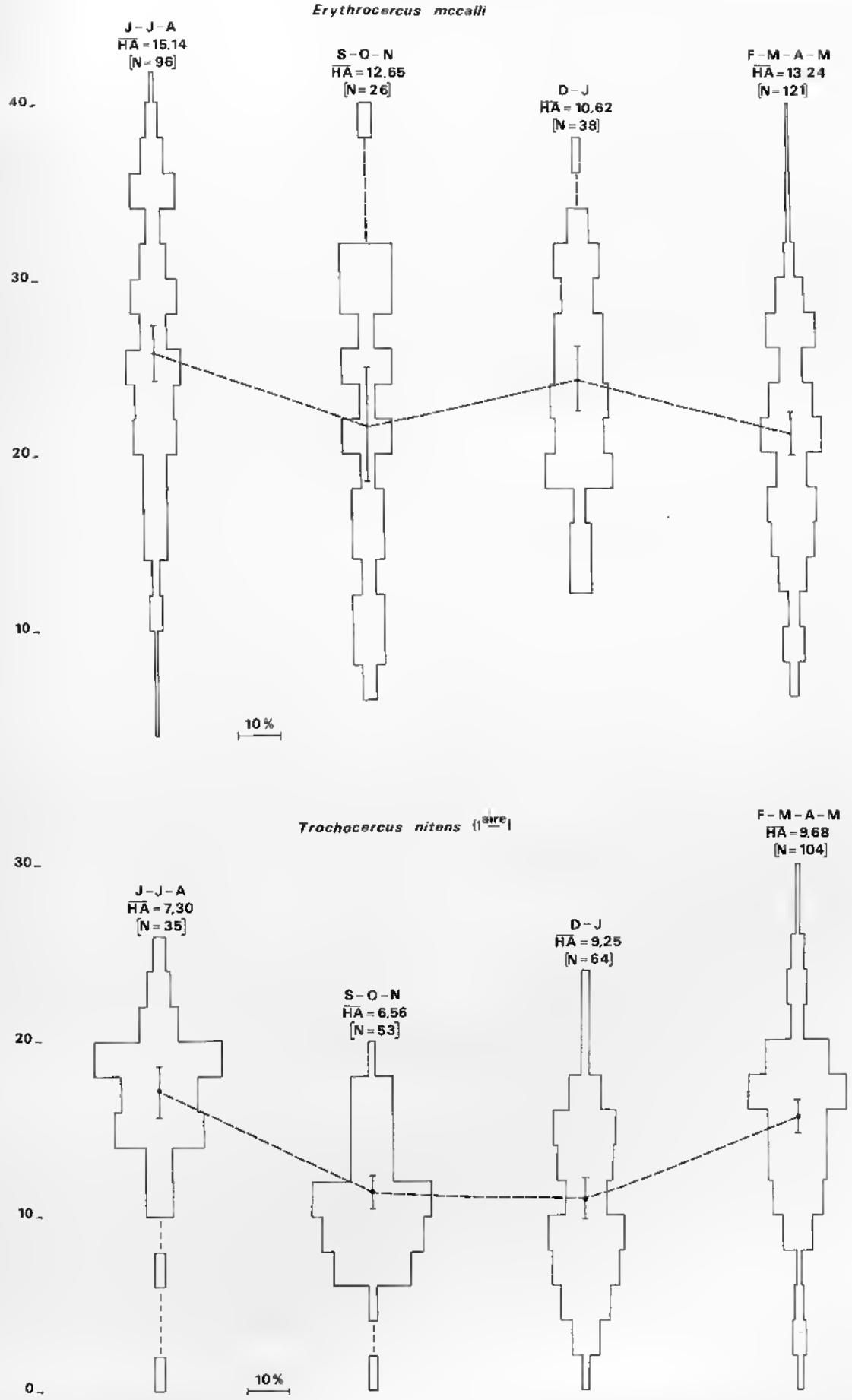


FIG. 34. — Occupation verticale du milieu . *E. mccalli* (en haut á droite), *E. longicauda*, *T. nigromitratus* (en haut á gauche), *T. nitens* (en bas : en forêt primaire, á droite, en forêt secondaire, á gauche). Cf. aussi fig. 28.

Source : MNHN, Paris

Terpsiphone rufiventer

Cet oiseau, apparemment rarissime dans notre région d'étude, ne fut rencontré que dans la partie supérieure du sous-bois forestier, au même niveau que *T. batesi*.

Durant notre séjour en août 1981 dans la réserve de Lopé-Okanda, prés de Booué, nous l'avons observé entre 15 et 30 m de hauteur, se tenant de préférence dans la partie supérieure du sous-bois et dans la voûte. Il fréquentait exactement les mêmes niveaux que ceux que nous avions relevés les jours précédents, pour *T. batesi*, sur notre terrain d'étude du plateau de M'Passa.

Terpsiphone viridis

Hôte des formations secondaires, il fréquente les divers niveaux végétaux jusqu'á 20 m de hauteur, ne se montrant qu'occasionnellement dans les trés grands arbres ($\overline{HA}$ annuel = 8,11). Sa distribution verticale fluctue selon les saisons ainsi que l'atteste la fig. 35. Durant les grandes périodes sèche et pluvieuse, l'amplitude est maximale et l'occupation des strates entre 2 et 18 m s'avére assez bien homogéne. L'oiseau chasse toutefois légérement plus en-dessous de 12 m pendant la seconde saison que lors de la premiére : 77 % des observations contre 66 %. En revanche, durant les petites saisons des pluies et séche, l'amplitude minimale traduit une concentration dans les arbustes et sous-arbrisseaux, á moins de 8 m de hauteur. Il apparaît toutefois une différence de distribution : de septembre á novembre, 81 % des contacts ont été établis á moins de 6 m de hauteur, contre 69 % en décembre et janvier.

Terpsiphone batesi

Dans la grande forêt, il est essentiellement un oiseau du sous-bois mais il pénétre régulièrement dans la voûte, plus rarement dans les émergents ($\overline{HA}$ annuel = 11,20). Une saisonnalité marquée apparaît dans sa fréquentation des divers niveaux végétaux (fig. 35). Pendant la grande saison séche, il se tient principalement entre 10 et 22 m (71 % des observations, dont 44 % entre 14 et 20 m) : il occupe de préférence la partie supérieure du sous-bois et la voûte (65 % au-dessus de 14 m, dont 21 % au-dessus de 20 m). En revanche, durant la petite saison des pluies, il se localise surtout entre 6 et 18 m (82 % des contacts), avec une préférence trés marquée pour les strates basses et moyennes : seulement 29 % au-dessus de 14 m, dont 3 % au-dessus de 20 m. En petite saison séche, s'il demeure entre 4 et 18 m (79 % des données), il tend á remonter dans le haut du sous-bois et dans la voûte (42 % au-dessus de 14 m, dont 10 % au-dessus de 20 m). Durant la grande saison des pluies il remonte encore : 71 % entre 10 et 20 m, 56 % au-dessus de 14 m, dont 11 % au-dessus de 20 m.

La fig. 35 illustre les variations mensuelles au long du cycle annuel. On remarquera la trés bonne concordance avec la courbe obtenue pour *Diaphorophyia castanea*. Comme pour cette derniére espéce, les variations annuelles ne semblent pas significatives en dehors de la petite saison séche (décembre-janvier), ainsi qu'en témoignent les comparaisons portant sur les mois pour lesquels nous disposons de données suffisantes :

Mois	Année	Effectif	Hauteur moyenne	écart-type
Décembre	1972	18	6,2	2,85
	1976	22	14,6	5,33
Janvier	1973	14	7,5	3,02
	1975	21	14,9	5,42
	1977	48	15,1	4,98
Février	1975	38	14,8	4,54
	1977	41	15,9	5,21
Mars	1974	41	15,9	5,21
	1975	48	14,9	4,62
	1977	32	14,4	5,34

Dans les vieilles formations secondaires, l'espéce fréquente également une large gamme de hauteurs ($\overline{HA}$ annuel = 9,61). En dépit de leur relative faiblesse, les échantillons saisonniers révélent une variation au long du cycle annuel (fig. 35). Si la distribution verticale est étalée durant les saisons séches (32,5 % entre 4 et 8 m et 25 % entre 10 et 14 m pendant la grande, 41 % entre 12 et 18 m pendant la petite) et la grande saison des pluies (60 % entre 8 et 16 m), la localisation préférentielle pour ne pas dire exclusive, dans le bas du sous-bois, est trés prononcée durant la petite période de pluies (85 % entre 4 et 10 m), quand l'amplitude est minimale.

***

Pour récapituler cette analyse de la localisation verticale des diverses espéces de gobe-mouches, nous avons dressé le tableau XX, en découpant l'étagement végétal en classe de 10 m.

Dans la forêt primaire, où existent sans discontinuité, tous les niveaux de la végétation depuis les herbacées jusqu'aux émergents, ce découpage permet de séparer les oiseaux du sous-bois (plus de 70 % des observations en-dessous de 20 m), de ceux

Source : MNHN, Paris

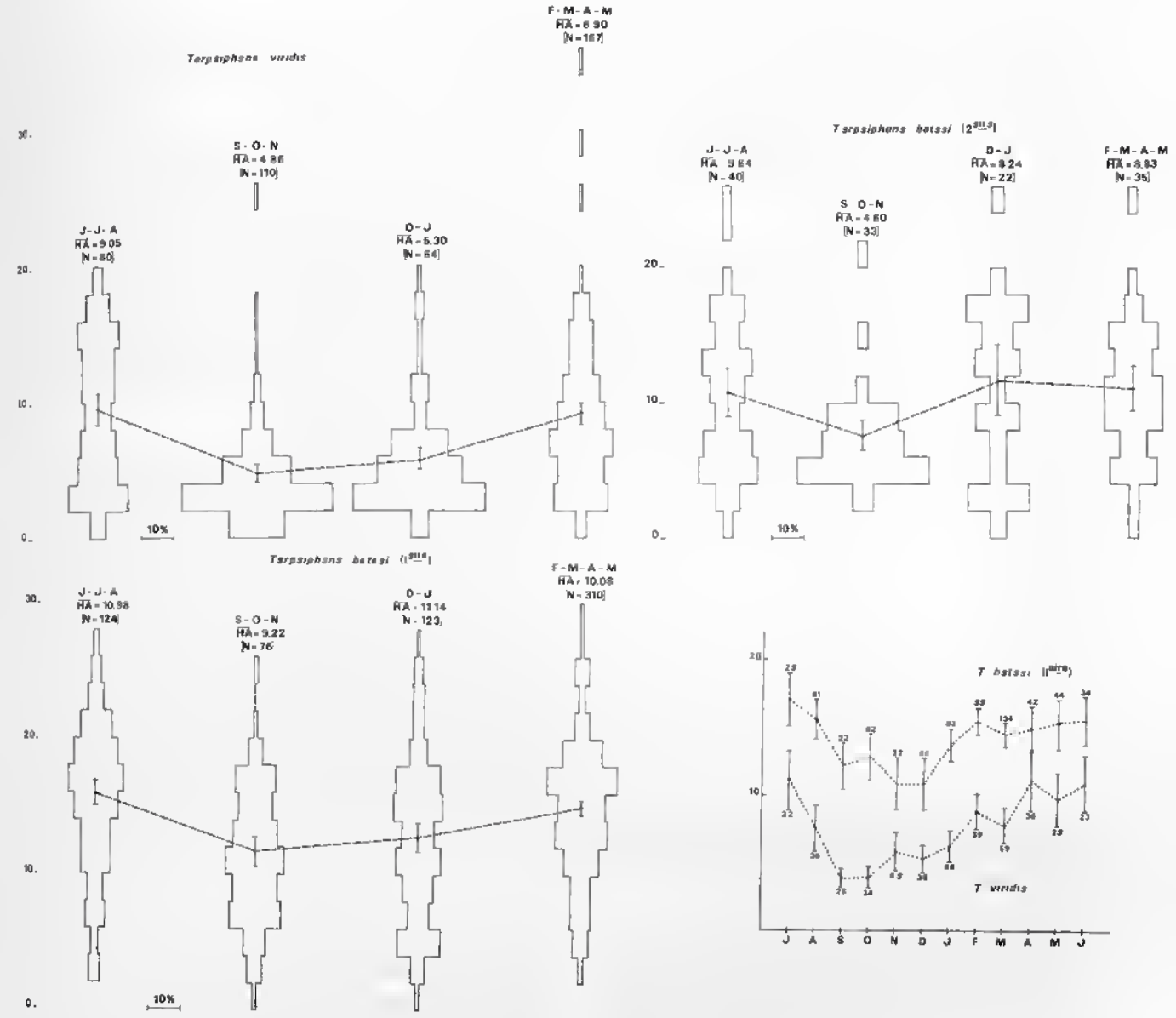


FIG. 35. — Occupation verticale du milieu par les *Terpsiphone* : *T. viridis* (en haut à gauche) et *T. batesi* (en haut à droite, dans le vieux secondaire ; en bas à gauche, dans la forêt primaire). Le graphique du bas, à droite, montre la variation annuelle de la hauteur moyenne à laquelle chassent *T. viridis* (dans le secondaire) et *T. batesi* (dans le primaire).

de la voûte (plus de 70 % des contacts au-dessus de 20 m) et des « généralistes » qui fréquentent à peu près autant le sous-bois que les frondaisons. Des subdivisions peuvent être considérées. Dans le sous-bois, il est possible de distinguer entre les espèces inféodées aux strates inférieures (> 70 % en-dessous de 10 m), celles liées aux couches plus hautes (> 70 % au-dessus de 10 m) et celles sans localisation définie. De même, on peut séparer les espèces attachées à la voûte continue (> 70 % entre 20 et 30 m), ou aux émergents (> 70 % au-dessus de 30 m) et celles fréquentant aussi bien l'une que les autres.

Cette classification s'applique également aux formations secondaires bien que, dans celles-ci, les niveaux présentent des discontinuités dans leur étagement, notamment quand nous considérons les zones sous action humaine et les premiers stades de la régénération forestière.

Dans les deux milieux, on note un nombre relativement faible d'espèces fréquentant les émergents. Dans le primaire, pour les 14 espèces ana-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XX — Pourcentage d'occupation des principaux niveaux de la végétation par les diverses espèces de gobemouches.

Espèces	0-10 m	10-20 m	20-30 m	> 30 m	N
M. striata	45,3	25,0	21,8	7,9	64
M. cassini	97,0	3,0	0	0	100
M. sethsmithi	58,4	40,7	0,9	0	300
M. epulata	25,0	71,4	3,6	0	56
M. olivascens	6,2	45,9	45,8	2,1	93
M. caerulescens	11,1	38,9	25,0	25,0	36
M. griseigularis	12,8	48,2	35,7	3,3	124
M. plumbeus	0	0	9,3	90,7	43
P. comitatus	84,5	12,7	2,8	0	71
A. fuliginosa	1,7	27,1	21,5	49,7	161
S. fraseri	30,9	56,4	12,3	0,4	447
S. fraseri	57,0	41,5	1,5	0	89
F. ocreata	1,2	21,7	39,7	37,4	162
F. ocreata	36,1	40,3	18,7	4,9	202
F. cinerascens	93,9	5,6	0,5	0	215
B. musicus	3,3	6,3	29,8	60,6	219
B. minima	2,9	42,8	40,0	14,3	35
B. poensis	0	5,0	17,2	77,8	99
P. cyanea	26,3	63,7	10,0	0	108
D. castanea	26,2	59,3	14,5	0	801
D. castanea	75,7	22,7	1,6	0	378
D. tonsa	0	8,5	63,4	28,1	400
D. chalybea	98,4	1,6	0	0	163
D. concreta	94,1	5,9	0	0	261
E. mccalli	6,1	30,4	46,8	16,7	281
E. longicauda	24,5	38,6	31,6	5,3	57
T. nigromitratus	100	0	0	0	72
T. mitens	22,5	68,6	8,9	0	256
T. mitens	64,8	34,4	0,8	0	101
T. viridis	74,6	24,5	0,9	0	431
T. batesi	27,9	60,9	11,2	0	633
T. batesi	58,0	38,3	3,7	0	130

N = Nombre de hauteurs relevées. En italiques les oiseaux de la forêt primaire.

lysées (nous n'avons pas tenu compte de *Hyliota violacea, Megabyas flammulatus* et *Terpsiphone rufiventer*), nous en avons 13 entre 0 et 10 m, 13 entre 10 et 20 m, 11 entre 20 et 30 m et seulement 6 au-dessus de 30 m. Dans le secondaire, pour les 18 espèces (sans *Megabyas*), nous en obtenons respectivement 16, 17, 17 et 9 dans les diverses classes de hauteur retenues.

L'examen du tableau XX, nous conduit à considérer comme « généralistes » dans le primaire *Muscicapa olivascens, Myioparus griseigularis* et *Erythrocercus mccalli*, auxquels on pourrait peut-être ajouter *Megabyas*. En fait le terme « généraliste » est quelque peu abusif car ces espèces sont en réalité localisées dans les parties hautes du sous-bois et dans les frondaisons continues. Dans le secondaire, si cette remarque s'applique à *Batis minima*, en revanche, *Muscicapa caerulescens* et *Elminia longicauda* occupent tous les niveaux végétaux dont ils disposent.

Dans la grande forêt, sont des oiseaux fréquentant tout le sous-bois : *Muscicapa sethsmithi, Stizorhina fraseri, Diaphorophyia castanea, Trochocercus nitens* et *Terpsiphone batesi* (+ aussi *T. rufiventer* ?). En revanche, y sont localisés dans les niveaux inférieurs : *Muscicapa cassini, Fraseria cinerascens, Diaphorophyia concreta* et *Trochocercus nigromitratus* ; aucune espèce n'apparaît confinée dans le haut du sous-bois.

Dans le secondaire, où le degré de couverture des ligneux est beaucoup plus homogène en-dessous de 20 m qu'au-dessus, nous trouvons toute une série d'espèces associées à des hauteurs inférieures à 20 m, sans localisation précise : *Muscicapa striata, Fraseria ocreata, Stizorhina fraseri, Platysteira cyanea, Trochocercus nitens, Terpsiphone batesi* et sans doute aussi *Megabyas flammulatus*. Quatre espèces y occupent toutefois très exclusivement les couches les plus basses : *Pedilorhynchus comitatus, Diaphorophyia castanea, D. chalybea* et *Terpsiphone viridis* mais une autre est nettement liée aux strates plus élevées : *Muscicapa epulata*.

Si maintenant nous considérons les hauts niveaux de la végétation, nous constatons que, dans le primaire, deux espèces seulement : *Fraseria ocreata* et *Diaphorophyia tonsa* (auxquelles s'ajoute peut-être *Hyliota violacea*) apparaissent liées à la voûte et aux émergents sans qu'aucune soit plus nettement associée aux frondaisons continues (*tonsa* en accuserait toutefois une tendance) ou aux houppiers dispersés qui les dominent.

Dans le secondaire, quatre espèces s'avèrent dépendantes des couronnes des très grands arbres : *Artomyias fuliginosa, Bias musicus, Myioparus plumbeus* et *Batis poensis*. Si les deux premiers ne montrent qu'une tendance à une localisation préférentielle dans les plus hauts émergents, les deux autres, en revanche, sont très nettement inféodés aux houppiers de ces arbres.

Il est donc bien évident qu'à la séparation écologique fondée sur la sélection du type d'habitat (distinction entre forêt primaire et formations secondaires ou entre les divers faciès de ces dernières) s'en superpose une autre faisant intervenir la dimension verticale du milieu. Pour mieux rendre compte de cette ségrégation spatiale, nous avons calculé les indices de recouvrement des spectres d'occupation de l'étagement végétal d'après la formule de Pianka (1973), en séparant les espèces de la grande forêt (tableau XXI) de celles des formations secondaires (tableau XXII), ceci pour tenir compte de la différence de hauteur de la végétation entre les deux milieux.

On remarquera que cette nouvelle dimension de la niche écologique ne suffit pas, loin s'en faut, à séparer toutes les espèces syntopiques. Néanmoins, il est évident que les espèces congénériques ou appartenant à des genres très voisins, présentent dans l'ensemble de faibles indices de recouvrement. Les forts indices sont principalement associés à des paires d'espèces bien différentes au plan systéma-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXI. — Indices de recouvrement des spectres d'occupation verticale du milieu des diverses espèces de gobe-mouches en forêt primaire.

	Mcas	Msm	Mol	Mgr	Sfr	Foc	Fci	Dca	Dto	Dco	Emc	Tnig	Tnit
Mcas	1												
Msm	0,3656	1											
Mol	0,0143	0,3771	1										
Mgr	0,0316	0,5614	0,8983	1									
Sfr	0,2691	0,8071	0,7570	0,8587	1								
Foc	0,0103	0,2063	0,6637	0,6303	0,4088	1							
Fci	0,9862	0,4888	0,0353	0,0720	0,3303	0,0217	1						
Dca	0,0715	0,7383	0,7271	0,8484	0,9507	0,3993	0,1310	1					
Dto	0,0014	0,1234	0,7757	0,6740	0,3764	0,9013	0,0066	0,3565	1				
Dco	0,9913	0,4581	0,0331	0,0602	0,3143	0,0176	0,9982	0,0859	0,0063	1			
Emc	0,0088	0,3337	0,8885	0,8670	0,6394	0,8170	0,0295	0,6613	0,8677	0,0204	1		
Tnig	0,9992	0,3338	0,0067	0,0139	0,2459	0 0049	0,9814	0,0481	0	0,9874	0,0001	1	
Tnit	0,0712	0,6776	0,8161	0,8149	0,9371	0,3728	0,1177	0,9622	0,3202	0,0983	0,6142	0,0519	1
Tba	0,0669	0,7636	0,7204	0,8491	0,9544	0,3768	0,1300	0,9855	0,3226	0,1100	0,6267	0,0421	0,9710

TABLEAU XXII. — Indices de recouvrement des spectres d'occupation verticale du milieu des diverses espèces de gobe-mouches dans les formations secondaires. Sont soulignées les paires d'espèces qui ne cohabitent pas.

	Mst	Mep	Mcae	Mpl	Pco	Afu	Sfr	Foc	Bmu	Bmi	Bpo	Pcy	Dca	Dch	Elo	Tnit	Tvi	Tba
Mst	1																	
Mep	0,5913	1																
Mcae	0,5096	0,6878	1															
Mpl	0,1552	0,0058	0,4119	1														
Pco	0,7589	0,4549	0,2827	0,0041	1													
Afu	0,3799	0,4180	0,5786	0,7820	0,1075	1												
Sfr	0,8307	0,7509	0,5102	0,0163	0,8122	0,3122	1											
Foc	0,7971	0,7996	0,7024	0,1081	0,6844	0,4531	0,8202	1										
Bmu	0,3049	0,0998	0,4491	0,8644	0,0750	0,8681	0,1041	0,2824	1									
Bmi	0,5135	0,5230	0,5756	0,1838	0,1063	0,6019	0,3464	0,6498	0,4754	1								
Bpo	0,1811	0,0525	0,3512	0,9004	0,0164	0,8594	0,0539	0,1689	0,9516	0,3576	1							
Pcy	0,6265	0,8991	0,6681	0,0113	0,4417	0,4165	0,3684	0,7906	0,1247	0,5983	0,0701	1						
Dca	0,7085	0,5683	0,3791	0,0018	0,9442	0,1461	0,7903	0,7932	0,0805	0,1701	0,0134	0,5609	1					
Dch	0,6394	0,0847	0,0314	0	0,5174	0,0079	0,6155	0,2027	0,0122	0,0079	0	0,0945	0,2972	1				
Elo	0,7820	0,6742	0,5844	0,1248	0,4163	0,4314	0,6237	0,8230	0,2969	0,8618	0,1694	0,7595	0,4699	0,2252	1			
Tnit	0,8037	0,7299	0,4983	0	0,8983	0,2351	0,8903	0,8430	0,0828	0,2582	0,0220	0,7160	0,9296	0,4408	0,5721	1		
Tvi	0,8072	0,5692	0,3306	0,0031	0,9206	0,0126	0,8056	0,7395	0,0714	0,1723	0,0178	0,5807	0,9370	0,4618	0,5127	0,9101	1	
Tba	0,7023	0,5499	0,5947	0,0051	0,8329	0,2829	0,8400	0,8568	0,1007	0,3358	0,0356	0,7841	0,8830	0,2032	0,6148	0,9261	0,8017	1

tique et par conséquent morphologique, ce qui fait penser à des différences dans l'utilisation horizontale du milieu (différences dans la localisation dans l'architecture végétale, dans les modalités de recherche de la nourriture, dans le régime alimentaire ou dans la densité de population). C'est ce que nous allons essayer de préciser dans les chapitres suivants.

Auparavant, nous voudrions souligner le remarquable parallélisme de la variabilité saisonnière des espèces dans leur localisation verticale. En forêt primaire, la petite saison des pluies et dans une moindre mesure, la petite saison sèche, voient les spectres d'occupation verticale des diverses espèces se contracter et se décentrer vers le bas : les oiseaux des plus hauts niveaux se tiennent davantage dans la voûte continue et ceux du sous-bois occupent plus les étages inférieurs. Aux autres saisons, notamment pendant la grande saison sèche, la remontée est générale mais l'amplitude maximale. Le même schéma s'observe dans les formations secondaires. Manifestement nous assistons là à des déplacements verticaux liés à une variation saisonnière de la distribution des ressources (en l'occurence de l'entomofaune), très probablement en rapport avec les gradients microclimatiques forestiers. Cette constatation suggère que la forêt équatoriale n'est pas un milieu aussi stable que le laisse accroire une opinion générale qui a déjà pourtant soulevé des critiques (May 1973, Goodman 1975, Murdoch et Oaten 1975, Wolda 1978). Il est certain qu'il faille tenir compte de cette variation saisonnière dans les calculs des coefficients de recouvrement des dimensions de la niche. C'est pourquoi, à défaut de présenter des indices saisonniers, nous avons essayé de réduire le biais introduit en utilisant des distributions moyennes annuelles, pondérées comme nous l'avons précisé plus haut.

Source : MNHN, Paris

3) L'occupation horizontale du milieu

Après avoir examiné les modalités de la ségrégation spatiale par sélection différentielle des types d'habitat d'une part et des degrés de fréquentation de l'étagement végétal d'autre part, il est logique de prendre en considération le partage du biotope dans sa dimension horizontale. Nous avons déjà attiré l'attention, à propos de leur répartition dans les divers biotopes, sur le fait que les espèces de gobe-mouches se localisent différemment dans les éléments architecturaux forestiers. Ce sont ces différences que nous allons maintenant préciser en décrivant les modalités spécifiques de la recherche de la nourriture. Ceci nous permettra de voir en quoi l'adjonction de cette nouvelle dimension écologique assure un meilleur partage des ressources. La prise en compte de l'abondance des espèces introduira un autre facteur de pondération dans l'analyse de la répartition spatiale qui débouchera sur le problème des divergences dans les régimes alimentaires.

a) *Modalités de la recherche de la nourriture*

Muscicapa striata

C'est le comportement de chasse de cette espèce qui a donné lieu à l'image traditionnelle du gobe-mouche, répandue par les observateurs européens : celle d'un oiseau à l'affût sur un perchoir dégagé qu'il quitte brusquement pour capturer en vol un insecte qui passe, et où il revient aussitôt (voir les très vivantes descriptions qu'en font Delamain, 1952 et Géroudet, 1957).

L'oiseau exploite, en Europe, essentiellement l'espace aérien : 52,4 % des observations en Grande Bretagne, selon Edington et Edington (1972) ; 64,7 % en Finlande, d'après Alatalo et Alatalo (1979). Les proies sont happées au vol, dans un claquement de bec, après une poursuite au cours de laquelle l'oiseau effectue quelques acrobaties sur l'aile, à quelques mètres du perchoir (branche morte, rameau feuillu saillant dans une trouée de la végétation, ou tout autre support dégagé, situé à proximité des feuillages autour desquels circulent les insectes). Toutefois, les proies sont également capturées au sol (23,3 % en Grande Bretagne, 17,8 % en Finlande), toujours depuis un poste d'affût relativement fixe d'où l'oiseau plonge d'un vol direct. Une autre localisation des activités de chasse concerne les feuillages où le gobe-mouche, toujours selon la même technique, capture ses proies sous les feuilles ou, plus rarement, sur l'écorce des branches et des troncs (25,2 % en Grande Bretagne ; 17,5 % en Finlande). Les proies peuvent être saisies posées mais le plus souvent elles le sont en vol, à leur arrivée ou leur départ, ou encore après que l'oiseau les ait débusquées par un mouvement d'aile contre leur support. D'une manière générale le Gobe-mouche gris chasse à courte distance du perchoir : les proies sont localisées de quelques décimètres à 2-3 mètres. Ce perchoir demeure relativement constant quand l'oiseau exploite l'espace aérien ou le sol, mais il varie en revanche beaucoup lorsque l'oiseau s'alimente dans les feuillages des arbres, se tenant dans le bas du houppier lorsque les branchages sont serrés, ou dans la partie centrale lorsqu'ils sont clairs (observations personnelles).

Au Gabon, nous l'avons vu chasser comme en Europe (cf. aussi Fraser, 1983, pour l'Afrique du Sud), bien qu'il nous ait paru beaucoup plus aérien, recherchant sa nourriture à la périphérie des feuillages (rarement dedans) et cela en bordure de zones très dégagées. En revanche, sa fréquentation de la proximité des habitations (où on le voit se percher sur les fils électriques et ceux pour étendre le linge) et des cultures très ouvertes, l'amène souvent à chasser au sol. Nous avons ainsi observé un individu qui exploitait régulièrement chaque matin, se comportant alors presque comme un Rougegorge *Erithacus rubecula*, les nombreux insectes attirés pendant la nuit par les lumières des bâtiments du laboratoire. Il capturait ses proies en voletant contre les façades ou les ramassait en sautillant sur le dallage sous les auvents où il se faisait houspiller par *Motacilla aguimp*. À propos des relations agonistiques interspécifiques, mentionnons l'observation d'un individu qui, le 16 octobre 1973, chassant des fourmis ailées depuis un pétiole sec de feuille de parasolier à 1,30 m de hauteur, s'est fait agresser à plusieurs reprises par un mâle *Terpsiphone viridis* qui chassait lui aussi de la même manière. Le *Terpsiphone* l'a même attaqué une fois en chantant. Le Gobe-mouche gris a finalement dû céder la place et se retirer hors de la vue de son adversaire. Il ne put revenir qu'une demi-heure plus tard, après que le *Terpsiphone* eût délaissé les lieux pour rejoindre son emplacement de nuitée. Précisons encore à ce propos que *M. striata* chasse

Source : MNHN, Paris

généralement jusque trés tard dans la soirée, ne cessant ses activités pratiquement qu'á la nuit noire. Ceci est d'ailleurs particuliérement net aux moments des passages ou avant des départs en migration.

Muscicapa cassini

Nous avons déjá insisté sur la localisation exclusive de cet oiseau au bord de l'eau. La présence de feuillages luxuriants lui semble indispensable bien qu'il n'y pénétre jamais, demeurant toujours á leur voisinage ou á leur périphérie ou dans les espaces libres sous-jacents oú il capture des proies mobiles. Il ne s'attaque en effet qu'exceptionnellement á des proies posées, sauf s'il peut les mettre en mouvement. Il est ainsi rare de le voir s'élancer et saisir un insecte posé sur ou sous une feuille ou exécuter de courts vols sur place devant les feuillages pour becqueter de la nourriture sur ceux-ci, sur les tiges ou sur les détritus amassés par les crues ou encore dans les toiles des araignées sociales. Il lui arrive aussi de capturer des proies au sol comme nous l'avons observé une fois au débarcadére de M'Passa : alors que son partenaire chassait classiquement un peu plus loin, un mâle, perché sur une petite branche dominant des pirogues amarrées, tel un Rouge-gorge (*Erithacus*) ou un Rouge-queue (*Phoenicurus*), se laissait tomber sur les insectes (essentiellement des mouches et de petites abeilles) qui se posaient sur le fond des barques et sur le sol, attirés par des restes de fruits épars. Son mode classique de recherche de la nourriture est celui du chasseur aérien : toujours á l'affût sur un perchoir dégagé d'oú il s'élance à la poursuite des proies qui passent á sa portée, en gênéral á moins de 6 m de lui (cf. fig. 36). Il n'est toutefois pas exceptionnel de le voir capturer des insectes (notamment des papillons) á des distances plus grandes, qui n'excèdent cependant jamais 20 m. Son vol de chasse est direct, battu, entrecoupé de crochets sur l'aile et de louvoiements, et exige une grande manœuvrabilité lors de la poursuite des proies bien que celle-ci soit généralement bréve : manifestement l'oiseau ne peut pas tenir un vol papillonnant sur de grands parcours.

Les perchoirs sont fort variés. Ce sont en général des petits rochers exondés, des branches dégagées ou des arceaux de lianes qui pendent sous les feuillages retombant au-dessus du bord de la riviére, des moignons de troncs ou de branchages morts émergeant de l'eau ou abattus sur la rive. Ces postes d'affût sont placés á proximité et en contrebas des zones de feuillages denses ou du moins pas loin des berges boisées.

Habitant le bord de l'eau, il est normal que ses

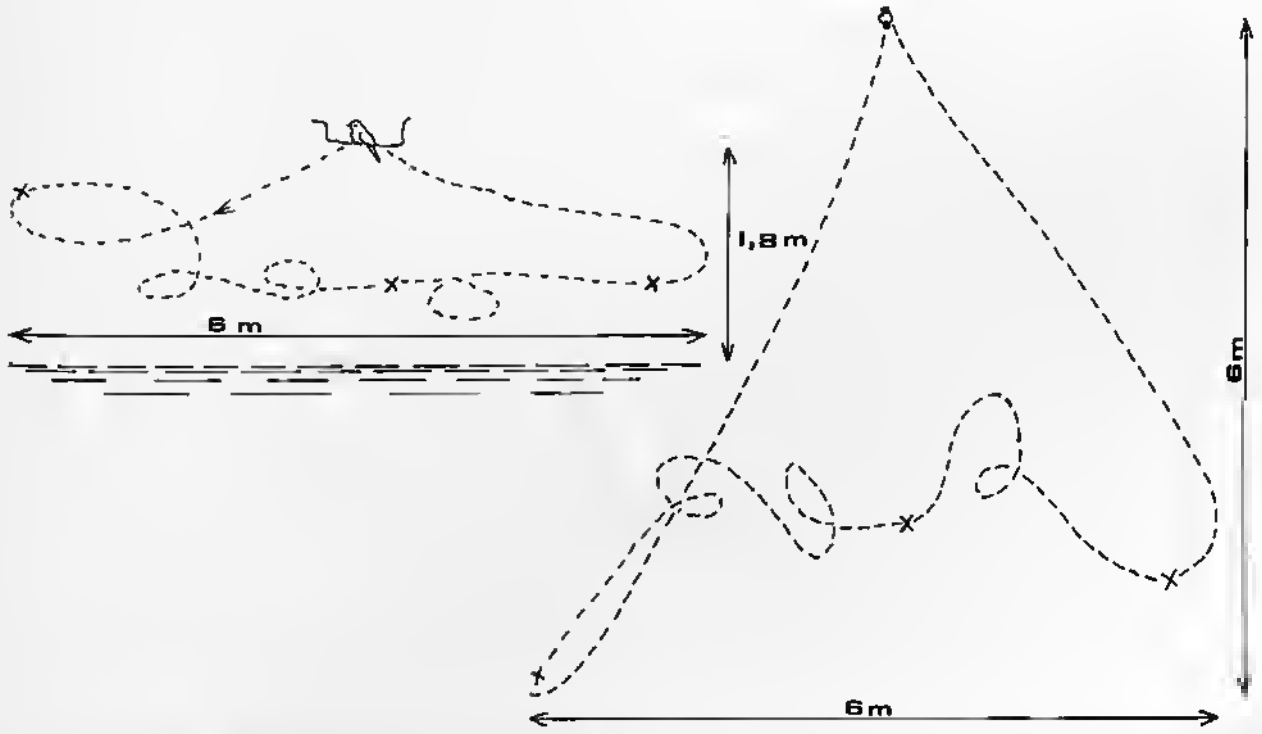


FIG. 36. — Parcours typique de *Muscicapa cassini* lors d'une action de chasse. L'oiseau est á 1,80 m au-dessus de l'eau. Les déplacements sont matérialisés dans le plan vertical (á gauche) et dans le plan horizontal (á droite). Les croix indiquent les captures d'insectes.

Source : MNHN, Paris

hauteurs de chasse fluctuent au cours des saisons en fonction du niveau d'eau. Si l'on tient compte de la variation de celui-ci (cf. fig. 4), il apparaît qu'en fait l'oiseau exploite toujours la périphérie des mêmes couches de feuillages et sensiblement le même niveau aérien tout au long de son cycle annuel. Les faibles hauteurs relevées pendant la petite saison des pluies viennent de ce qu'alors les crues atteignent leur développement maximum et sont bien plus importantes que celles de la grande période pluvieuse. Autrement dit, tout au long de l'année, l'espéce n'exploite que la bordure inférieure de la végétation riveraine ou les vides du sous-bois de la forêt inondable. Dans l'ensemble c'est un oiseau mobile, qui ne reste guére pendant de longues périodes dans les mêmes secteurs (changements fréquents de perchoirs, déplacements amples le long de la rive), sauf pour nicher.

Précisons que les proies peuvent être ingérées en vol, les plus grosses sont ordinairement tuées sur un support (rocher ou branche) et désailées. L'oiseau les frappe ou les râcle par de brusques mouvements latéraux et saccadés de la tête ou par piochage direct. Nous ne l'avons jamais observé se servir de ses pattes pour les maintenir. Ces remarques s'appliquent á l'ensemble des Muscicapinés étudiés.

Muscicapa sethsmithi

Chasseur aérien strict, il a besoin d'espaces libres. Nous avons déjá souligné combien il affectionne particuliérement les chablis, les grosses trouées dans les feuillages et les sous-bois clairs.

Cet oiseau peut passer des heures, voire même parfois des journées, dans le même secteur de quelques dizaines de métres carrés d'oú il chasse depuis un petit nombre de perchoirs traditionnels.

Les proies sont repérées depuis un poste d'affût et capturées en vol. L'oiseau décrit ainsi une boucle, d'un vol papillonnant mais rapide, le plus souvent ascendant, suivi d'un retour au perchoir par une chute en feuille morte ou par des glissés entrecoupés de rapides et brefs battements d'ailes ; ceci lorsque les insectes passent prés de lui, á moins de 5 m du perchoir. Pour de plus grandes distances, le vol est en revanche plus direct, alternant de courtes glissades, des planés et des battements avec une rapide montée, un brusque crochet et basculement sur l'aile lors de la capture, suivie d'une virevolte et d'un retour direct au perchoir.

Sur la fig. 37 nous donnons deux exemples de spectres des distances auxquelles sont capturées les proies. Le premier (fig. 37 A) représente la situation classique de l'oiseau chassant dans une «microclairiére» oú le poste d'affût occupe une position centrale. Le second (fig. 37 B) illustre le cas d'un oiseau dans le sous-bois forestier, utilisant au mieux les lignes de trouées des feuillages.

Pour préciser davantage la technique de chasse employée, la fig. 37 C et la fig. 37 D situent dans le plan vertical les vols de chasse de la fig. 37 B. Il apparaît ainsi que l'oiseau n'effectue, sur les 61 observés, que 16 % de vols horizontaux, contre 31 % descendants et surtout 53 % ascendants. On remarquera, d'aprés les profils de la fig. 37 D que seul le trajet vers la proie est effectué en vol battu (pour les proies situées au même niveau ou plus haut que le perchoir), le retour au poste d'affût utilise le plané ou la glissade, c'est-à-dire un vol profitant au mieux des forces de résistance de l'air et réduisant la dépense énergétique musculaire (cf. Pennycuick 1975). Pour les proies capturées en contrebas du perchoir, c'est l'inverse qui se produit, l'oiseau cherche á minimiser la pente et la longueur de la remontée en bol battu vers le perchoir.

Il est trés rare, pour ne pas dire exceptionnel, de voir *M. sethsmithi* faire du vol sur place pour « cueillir » une proie posée sur ou sous une feuille. Les quelques fois où nous avons observé ce comportement, il s'agissait d'oiseaux n'ayant pas été assez rapides et habiles pour capturer l'insecte qu'ils poursuivaient. Nous ne l'avons jamais vu chasser dans les feuillages.

Les postes d'affût sont de formes et de dimensions trés variables. Ils peuvent être de fins rameaux, généralement secs mais parfois feuillus, ou des tiges de lianes de petit diamétre aussi bien que d'épaisses branches dégagées, des arceaux de grosses tiges de lianes, des sommets de « chandelles », troncs cassés, pourris ou en décomposition, encore sur pied. Manifestement la taille importe peu, seul compte le fait que le perchoir soit horizontal, ou du moins peu incliné, ou offre une surface portante plane et qu'il assure une bonne surveillance de l'espace libre. Il est le plus souvent placé en position excentrique dans la trouée végétale, ce qui permet au chasseur d'exploiter également la proximité des feuillages. Remarquons ici qu'en grande saison sèche, l'espéce chasse beaucoup plus souvent au voisinage immédiat des feuillages qu'aux autres saisons. Pour illustrer combien le perchoir n'est pas localisé au hasard, nous relaterons l'observation effectuée le 8 mars 1974 en fin d'aprés-midi. Une femelle *sethsmithi* qui nourrit un jeune hors du nid chasse á 4 m de hauteur depuis l'anse d'une grosse liane. Les oiseaux sont au-dessus d'une nappe de fourmis autour de laquelle est actif un groupement plurispécifique d'insectivores. Au passage de la ronde, les gobe-mouches sont évincés une premiére fois par un *Bleda syndactyla* puis par un *Andropadus latirostris* qui, tous deux utilisent pendant une vingtaine de secondes ce perchoir comme poste de surveillance. Les *sethsmithi* suivent eux aussi les

Source : MNHN, Paris

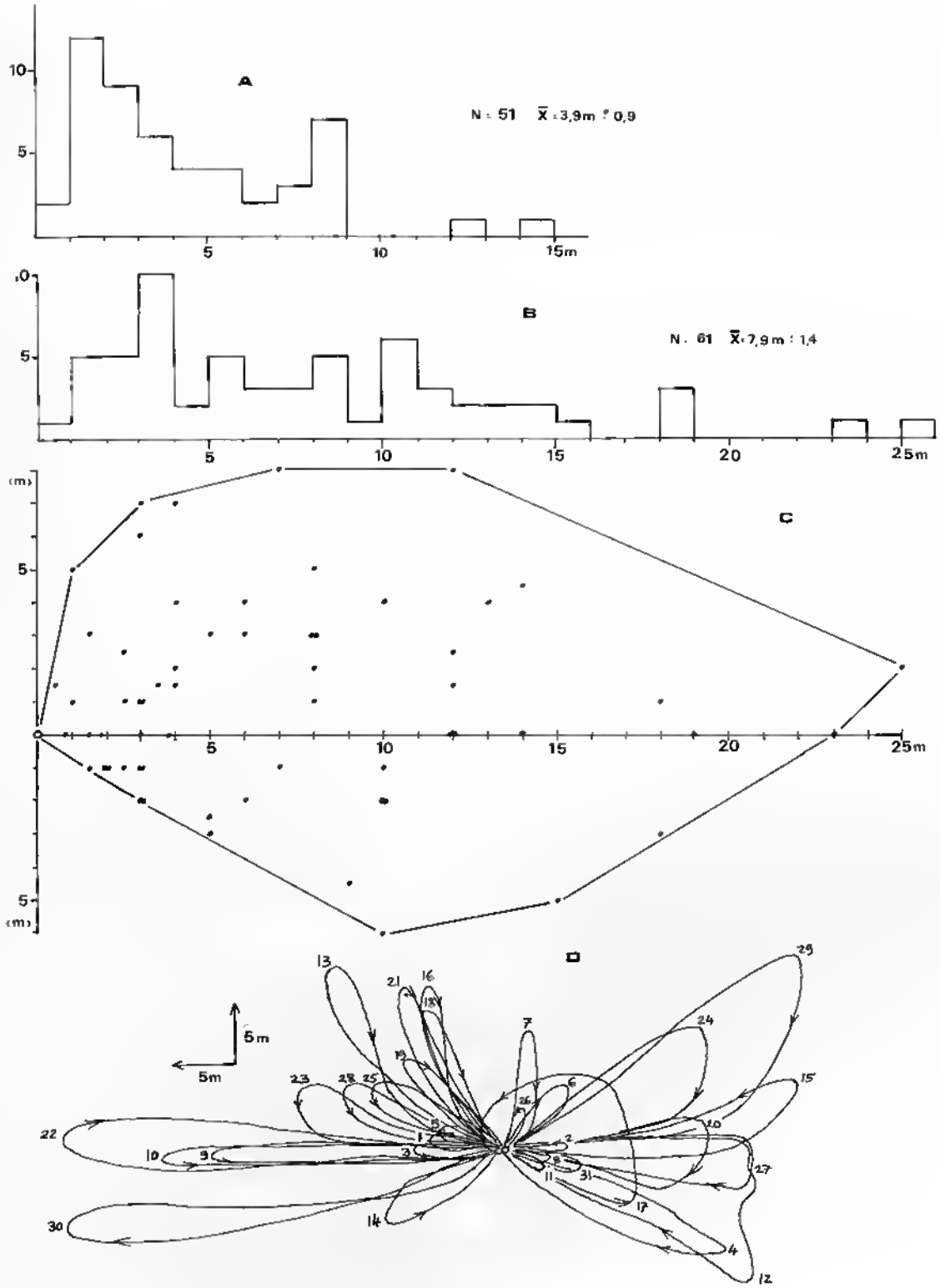


FIG. 37. — Chasse de *Muscicapa sethsmithi*. A et B : distances — par rapport au perchoir — auxquelles sont capturées les proies, dans une clairière (A, 2 mars 1975, ♂ près du nid, 9 h 9 h 40) et en sous-bois (B, même date, ♂ non nicheur, 10 h 10-12 h 05) ; en ordonnée : nombre d'observations. C : distances de B présentées par rapport au perchoir (o) : dans le plan horizontal en abscisse, dans le plan vertical en ordonnée. D : profils des 31 premiers parcours de chasse, de la même séquence d'observation qu'en B, numérotés selon l'ordre de leur succession, le sens du déplacement étant fléché.

Source : MNHN, Paris

fourmis qui progressent lentement. Une heure plus tard, les magnans ayant cessé leur chasse, les gobe-mouches montent alors dans une trouée de végétation á 20 m de hauteur, toujours sur un arceau de liane. Ils sont rejoints par un mâle *Terpsiphone batesi* qui se perche á côté d'eux et chasse pendant 20 minutes, á la manière d'un gobe-mouche typique mais en rasant les feuillages des extrémités des branches alors que *sethsmithi* oriente ses vols vers la lumière de la trouée.

Muscicapa epulata

Son mode de chasse rappelle celui de *sethsmithi*. Il s'agit toutefois d'un oiseau nettement plus mobile. S'il peut effectivement rester un certain temps au même endroit, dans une zone de petite surface, ce n'est cependant jamais pour des périodes aussi longues que celles de son congénère. De plus, en un point donné, il change fréquemment de perchoir. S'il exploite les vides de la végétation, en particulier les grosses trouées dans les couches de feuillages (espaces séparant les couronnes des arbres et arbustes contigus), il n'hésite pas á pénétrer dans ces feuillages, notamment lorsqu'ils sont clairs comme par exemple ceux des Mimosacées, ligneux relativement fréquents dans les biotopes habités par l'espéce.

Lorsqu'il capture sur l'aile des proies en mouvement dans une gamme de distances identique á celle de *sethsmithi*, son vol est tout á fait comparable á celui de *sethsmithi*. En revanche, il pratique bien davantage que ce dernier, la « cueillette » d'insectes posés sur ou sous des feuilles, ou qu'il débusque en volant contre les feuillages. En somme, son mode de chasse rappelle beaucoup plus celui de *Muscicapa striata*. Les insectes posés sont piqués du bec alors que l'oiseau vole sur place, ou happés directement aprés une montée rapide suivie d'un brusque freinage et d'un basculement latéral du corps.

Les perchoirs utilisés pour la chasse á l'affût sont en majorité constitués par des extrémités de fines branchettes mortes, plus rarement de rameaux feuillus, saillant hors de la masse des feuillages. Lorsque l'oiseau chasse sous ou dans les houppiers des arbres, il se perche alors trés fréquemment sur les branches maîtresses et de là s'élance sur les proies qui circulent dans les espaces vides ou qui se posent sur les feuilles de la partie distale des branches, d'oú la nécessité d'une grande manœuvrabilité et d'une bonne sustentation lors de vols á petite vitesse.

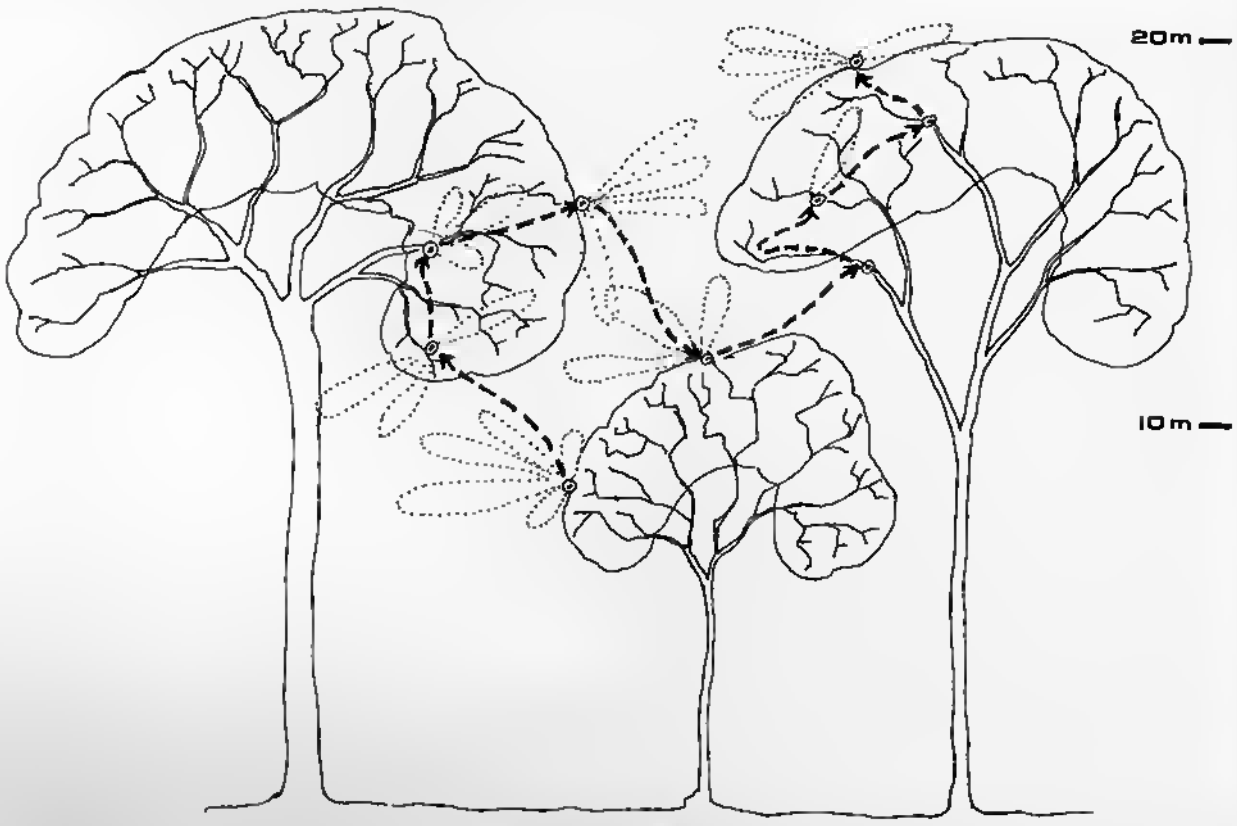


FIG. 38. — Représentation schématique de la localisation des postes d'affût successifs lors d'une séquence de chasse de *Muscicapa epulata*.

Source : MNHN, Paris

La fig. 38 représente, sous une forme schématisée, les localisations successives des postes d'affût lors d'une séquence de chasse. On y remarquera la proximité toujours immédiate des feuillages, la prépondérance des sites permettant l'exploitation de l'entomofaune circulant entre les couronnes des arbres, la pénétration des houppiers, ainsi que la forte mobilité du chasseur.

Muscicapa olivascens

Le mode de chasse de cet oiseau ressemble beaucoup à celui du Gobe-mouche gris paléarctique. C'est ainsi qu'il se livre à la classique poursuite des insectes circulant dans les trouées de la végétation, depuis des postes d'affût horizontaux (rameaux feuillus, branchettes mortes, arceaux de lianes, ou branches maîtresses dégagées) situés en bordure des larges espaces libres qui séparent les couronnes des arbres ou qui s'intercalent entre les couches des feuillages. Il se comporte alors comme un *Muscicapa* typique, revenant à son perchoir après une capture de proie à des distances variant de quelques décimètres à une douzaine de mètres (surtout entre 3 et 6 m). Cependant, ses vols de chasse sont nettement moins orientés vers la lumière des trouées que vers la périphérie des feuillages qui limitent ces dernières. Il y capture ses proies dans un brusque crochet sur l'aile mais il n'est pas rare de le voir effectuer un court vol sur place pour saisir la proie qu'il a détectée alors qu'elle se posait ou parce qu'elle bougeait. Dans la majorité des cas, l'oiseau change de perchoir entre deux actions de chasse.

En plus de son exploitation des larges espaces libres, cette espèce pénètre très fréquemment dans les feuillages. Le chasseur se tient alors dans les basses branches des frondaisons mis aussi dans la partie centrale du houppier, notamment dans le tiers proximal des branches maîtresses. De là, il s'élance, par des vols obliques, entre 30 et 60° par rapport à l'horizontale, plus souvent ascendants que plongeants, pour capturer les insectes tout contre les feuillages périphériques, voire même sur les feuilles ou les écorces des branches, dans le tiers distal des ramures. Cette chasse à l'intérieur des couronnes des arbres s'accompagne de très fréquents changements de perchoir. Il est ainsi courant de voir cet oiseau (souvent même les partenaires du couple) circuler activement et rapidement dans les feuillages d'un arbre, volant en tous sens, puis se poster sous ces feuillages ou dans la partie centrale du houppier et se livrer à une chasse active dirigée depuis ces nouvelles localisations vers les zones qu'il a manifestement perturbées auparavant. Tout se passe donc comme si cette espèce « agitait le milieu » pour mieux repérer ses proies et augmenter l'efficacité de sa chasse.

Nous avons également observé à plusieurs reprises *olivascens* capturant des insectes pris dans les toiles d'araignées, notamment celles des araignées sociales. Nous avons même une fois vu une femelle demeurer pendant une bonne demi-heure près de l'une de ces colonies et y picorer, soit en voletant sur place, soit perchée sur une branchette, des petits insectes ailés qui s'y piégeaient mais apparemment pas les araignées. Nous mentionnons encore avoir, en une occasion, observé un individu qui chassait à 5 m de hauteur et qui poursuivit, dans une chute en feuille morte, un petit papillon qu'il finit par ramasser au sol où il le piqua du bec après quelques courts sautillements, mais ne l'avala qu'après être remonté dans la végétation.

Pour terminer, nous insisterons sur la grande mobilité de ce gobe-mouche comparativement à ceux dont nous venons de parler. Il s'agit en effet d'un oiseau en constant déplacement : tant verticalement qu'horizontalement. Il ne reste jamais plus de cinq minutes dans la même zone, d'où sa grande difficulté d'observation. Il nous est arrivé à maintes reprises de suivre cet oiseau sur des distances de 100 à 150 m en moins d'un quart d'heure et de le perdre ensuite, après qu'il se soit éloigné, dans un long vol rapide, dans les strates claires, sous la voûte forestière.

Muscicapa caerulescens

Cet oiseau est, dans les formations ligneuses secondaires, l'équivalent écologique de *M. olivascens*. Il est, comme ce dernier, très mobile dans ses cantonnements de chasse et plastique quant à ses modalités de capture des insectes.

Dans les zones où la couverture arborée est suffisamment continue pour conférer au milieu une physionomie « forestière », ce gobe-mouche exploite les grands espaces libres, sans néanmoins se cantonner particulièrement dans les clairières. Il y chasse alors classiquement à l'affût depuis un perchoir ou plutôt une série de postes de guet, allant capturer ses proies sur l'aile contre ou sous les feuillages, à des distances de 2 à 6 m en moyenne. Comme *olivascens*, il n'est pas rare du tout de le voir voleter sur place devant un bouquet de feuilles pour y saisir une proie posée. Toujours comme *olivascens*, il pénètre très volontiers dans les couronnes claires, ce qui est d'ailleurs la règle lorsqu'il fréquente les grands arbres dispersés au milieu des cultures. Il s'y tient alors dans le tiers proximal ou médian des branches maîtresses (c'est-à-dire dans la partie ouverte du houppier), sur lesquelles il se déplace en sautillant, et d'où il

Source : MNHN, Paris

capture par des vols obliques, tant ascendants que plongeants, les insectes qui s'agitent autour ou sur les feuillages périphériques. Il circule néanmoins davantage qu'*olivascens* dans les parties distales des branches où, notamment dans les Mimosacées ou les essences à feuillages clairs, il se comporte même à l'occasion comme un *Phylloscopus*, sautillant sur les rameaux et allant cueillir des chenilles, voire même des baies. On l'y voit toutefois plus volontiers qui évolue dans les frondaisons et capture dans une pirouette ou une poursuite louvoyante les insectes qu'il débusque en volant contre les feuilles, mais toujours dans les feuillages clairs ou du moins les ramures non serrées où il peut aisément se déplacer.

Myioparus griseigularis

Alors que les précédentes chassent, ou plutôt guettent leurs proies, dans une station érigée (corps maintenu presque vertical, généralement un peu incliné ou voûté vers l'avant, queue dans le même axe ou déprimée), cette espèce adopte, pour rechercher sa nourriture, une posture horizontale (cf. fig. 39). Il s'agit en effet d'un prospecteur des feuillages, non pas d'un chasseur aérien. Oiseau très mobile, il parcourt les branches latérales des arbres et arbustes, empruntant les ponts de végétation (en l'occurence, les feuillages des rideaux de lianes) pour passer d'un arbre à l'autre. Aussi, en forêt, ses circuits, dépendant de la continuité de la végétation, sont-ils très sinueux tant horizontalement que dans le plan vertical. Il franchit les espaces libres ou du moins très clairs en allant, de perchoir en perchoir, dans une attitude de gobe-mouche vrai. Avant de pénétrer dans les feuillages, il prend une posture oblique (fig. 40 A) puis abaisse les pointes des ailes en les décollant légèrement du corps en même temps qu'il relève l'arrière-train et, redressant les rectrices quelque peu déployées, les « tortille » spasmodiquement d'un côté à l'autre tandis que le corps bascule vers l'avant dans une position horizontale (fig. 40 B). Parfois même, l'oiseau adopte une attitude beaucoup plus penchée vers l'avant, les rectrices plus largement étalées et ramenées au-dessus du dos et toujours animées de lents battements saccadés latéraux (fig. 40 C). Une fois dans les feuillages, il y circule en sautant d'un support à l'autre ou sur une même branche. Il pivote d'un côté à l'autre tout en ouvrant à demi et en refermant rapidement et spasmodiquement les ailes. Les rectrices sont en même temps rythmiquement déployées et repliées, tout en étant balancées à la fois latéralement et d'avant en arrière (fig. 40 D, E). Son mode de chasse ressemble donc beaucoup à celui d'un Sylviiné qui circulerait rapidement dans les rameaux feuillus en les balayant avec ses rectrices relevées et légèrement étalées, et qui alternerait séquences de chasse et courtes pauses en station érigée. Nous l'avons observé qui s'attardait parfois dans des paquets de feuilles vertes en s'accrochant aux pétioles comme un *Parus* et qui picorait les limbes. Généralement les proies sont saisies par un becquetage rapide, corps tenu en extension depuis le perchoir ; cependant, elles peuvent aussi être poursuivies dans une brève chute en feuille morte. Il arrive aussi fréquemment que

FIG. 39. — Postures de chasse de *Muscicapa* (à gauche) et de *Myioparus* (à droite).

Source : MNHN, Paris

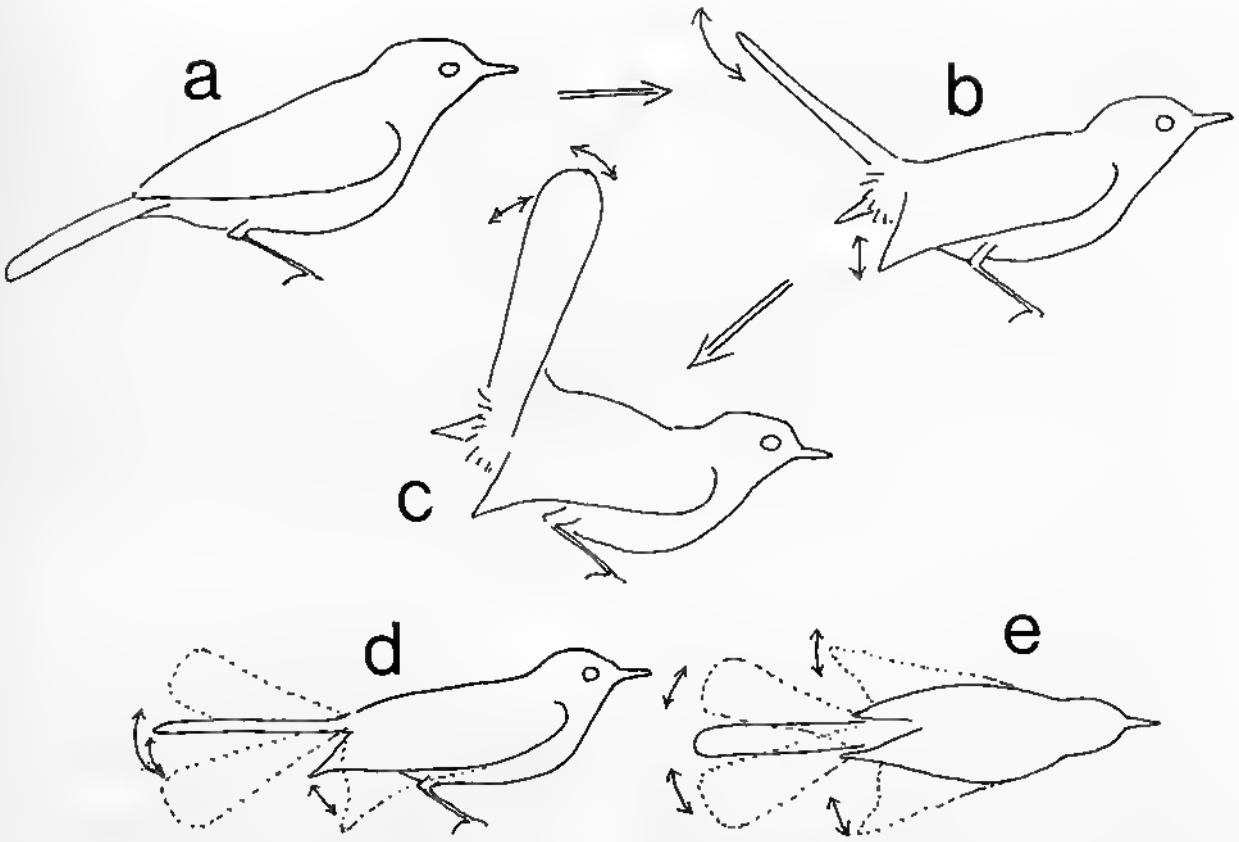


FIG. 40. — Postures de chasse de *Myioparus* : A, B, C : précédant un bond en avant dans les feuillages ; D et E : durant la prospection des feuillages (D : vue latérale, E : vue dorsale). Les flèches indiquent les mouvements des ailes et des rectrices (voir texte).

l'oiseau volète dans des plages de feuillages denses en vibrant des ailes, le vrombissement produit alors, sans être particulièrement intense, n'en est pas moins audible à quelques mètres. D'une manière générale, *griseigularis* explore les tiers distaux des branches latérales inférieures et moyennes des arbres et arbrisseaux, évitant les paquets de lianes feuillues qui pendent, les feuillages situés près des troncs ainsi que la partie supérieure des houppiers.

Nous mentionnerons l'observation d'un cas de relation compétitive entre *M. griseigularis* et *Diaphorophyia castanea*, autre fouilleur de feuillages (voir plus loin). Pendant quinze minutes, un mâle de chaque espèce exploitait le même rideau de lianes : *griseigularis* dans les feuillages, *castanea* sur la face externe de ceux-ci. À chaque fois que la second s'approchait du premier, celui-ci adoptait une posture de menace avec simulacre de morsure. À un moment donné, le *griseigularis* déroba au *castanea* la chenille qu'il venait de capturer en la lui retirant littéralement du bec. Le *castanea* céda la place en émettant quelques grognements gutturaux de combat tout en redressant ses caroncules supra-ophtalmiques puis, à distance, quelques cris d'espacement. Chacun poursuivit sa chasse en maintenant ses distances.

Myioparus plumbeus

Cette espèce est l'équivalent de la précédente dans les formations secondaires. Les modes de chasse que nous avons décrits pour *griseigularis* s'appliquent également à elle, de même que la localisation exclusive dans les feuillages des arbres. Liée à des milieux très ouverts, elle exploite davantage les houppiers qu'elle fouille systématiquement sur toute leur étendue. Elle apparaît également plus mobile que sa congénère, en raison de sa fréquentation exclusive des hauts niveaux de la végétation arborée et du caractère très discontinu de la voûte dans les milieux qu'elle habite. Lors de la chasse, l'éventail des rectrices est plus large que chez *griseigularis* et le balayage latéral plus important, en raison notamment de la plus grande longueur de ces plumes et de leur plus net étagement. En outre,

Source : MNHN, Paris

ces mouvements et l'étalement des rectrices mettent en évidence les larges bordures blanches des côtés de la queue. Nos observations s'accordent bien aux notes fragmentaires que vient de publier Fraser (1983).

Pedilorhynchus comitatus

Ce gobe-mouche est un chasseur essentiellement aérien, depuis un poste d'affût où il se tient dans une posture dressée (cf. silhouette de la fig. 6). Les proies sont capturées en vol à des distances variant de 1 à 15 m (en moyenne 4-5 m), happées soit directement à l'issue d'un vol direct, soit lors d'une manœuvre sur l'aile, et ce avec un claquement sec de bec, très audible de près. Il n'est toutefois pas rare du tout de voir l'oiseau effectuer, en bout de course, un vol sur place pour saisir une proie posée sur ou sous une feuille. Occasionnellement, surtout quand il chasse dans un abattis ou un brûlis récent, il peut même, par des vols plongeants, capturer des proies au sol.

Lorsque l'oiseau chasse dans des zones très ouvertes (défrichements et jeunes plantations vivrières), ses perchoirs sont constitués par les branchages morts abattus et les hautes souches laissées sur place. Dans les milieux plus denses (notamment dans les plantations plus âgées), il s'installe principalement sur des postes d'affût horizontaux ou faiblement inclinés qui lui assurent une bonne surveillance des vides qui séparent les couches végétales ou les trouées qui parsèment ces dernières. Il choisit ainsi des branchettes mortes, rarement de fins rameaux feuillus, qui dépassent des feuillages des buissons et arbustes et qui s'avancent dans les trouées, ou encore des branches basses des houppiers des arbres et arbrisseaux qui lui permettent, placé dans le tiers proximal le mieux dégagé, de chasser librement sous les frondaisons et au-dessus des couches inférieures de la végétation.

L'espèce est très mobile. S'il arrive qu'on l'observe demeurant dans le même secteur restreint pendant une demi-heure, il est rare qu'elle y soit cantonnée à un perchoir fixe. Pour illustrer cette mobilité et le mode d'exploitation du milieu, nous avons schématisé sur la fig. 41 trois séquences de chasse d'un individu qui fréquentait une vieille plantation près du village d'Ebieng. Nous avons, en effet, passé une journée complète, du lever du soleil à son coucher, à surveiller un nid de *Stizorhina fraseri*. De notre poste d'observation nous pouvions voir la zone de terrain (250 m^2) dessinée sur la fig. 41. Le *P. comitatus* y est venu à 7 reprises, totalisant 54 minutes (5 à 14 mn chaque fois). Pour les trois séquences de chasse où nous avons localisé ses perchoirs, notons qu'il en a utilisé 11 dont 1 à 4 reprises, 2 à 3 et 1 à 2. C'est-à-dire que bien que l'oiseau ait une forte tendance à changer de poste d'affût, notamment entre deux captures de proies successives, il possède quelques perchoirs favoris, en l'occurence ceux qui lui permettent de chasser entre deux nappes de feuillages assez rapprochées. On remarquera également qu'il chasse principalement dans les zones ombragées. C'est ainsi que cet oiseau d'Ebieng, n'a jamais été vu venir dans la trouée en bordure de la forêt de marigot voisine où un couple de *M. sethsmithi* nourrissait alors activement des jeunes au nid. Il est également, à ce propos, symptomatique que l'individu observé (le seul !) au plateau de M'Passa et qui chassait depuis des tiges de lianes basses au-dessus des pousses serrées du sous-bois, cèda la place à *M. sethsmithi* quand de forts rais de lumière éclairèrent l'endroit et alla se poster plus haut, sous des voûtes de feuillages, pour finalement disparaître en suivant une ronde d'insectivores.

Artomyias fuliginosa

Nous le considérons comme un chasseur aérien strict : nous ne l'avons jamais observé capturant ses proies autrement qu'en vol, même au voisinage des feuillages.

Son poste d'affût est toujours placé bien en évidence : extrémité d'une branche morte au sommet d'un arbre isolé feuillu ou non, tige dénudée de liane saillant hors d'une couronne végétale, voire des fils électriques. De là, dans une posture dressée, typique de gobe-mouche, il surveille les grands espaces vides avoisinants qui dominent les zones cultivées ou en jeune régénérescence ou, dans les milieux un peu plus fermés, qui surmontent les voûtes continues de la végétation arbustive ou qui trouent largement les couches arborescentes. De ce perchoir, il s'élance à la poursuite d'insectes volants qui passent à des distances généralement comprises entre 3 et 15 m, mais parfois jusqu'à 45 m ! Il décrit ainsi une large boucle qui le ramène à son point de départ, d'un vol papillonnant qui évoque, de loin, celui d'une Hirondelle (notamment les *Ptyonoprogne* et *Psalidoprocne*) : une montée rapide en vol battu suivie de brusques crochets, de virevoltes et de glissades. Souvent, surtout chez les mâles, la phase ascendante du vol rappelle celle de la proclamation territoriale d'une Alouette *Alauda arvensis* (Alaudidé) ou même parfois celle de la parade nuptiale aérienne de *Serinus canaria* (Fringillidé) : manifestement, comme nous le préciserons plus loin, ces vols de chasse ont parfois une autre signification au niveau de la vie sociale des individus. Très fréquemment aussi, plusieurs proies sont capturées lors du même vol sur un parcours total

Source : MNHN, Paris

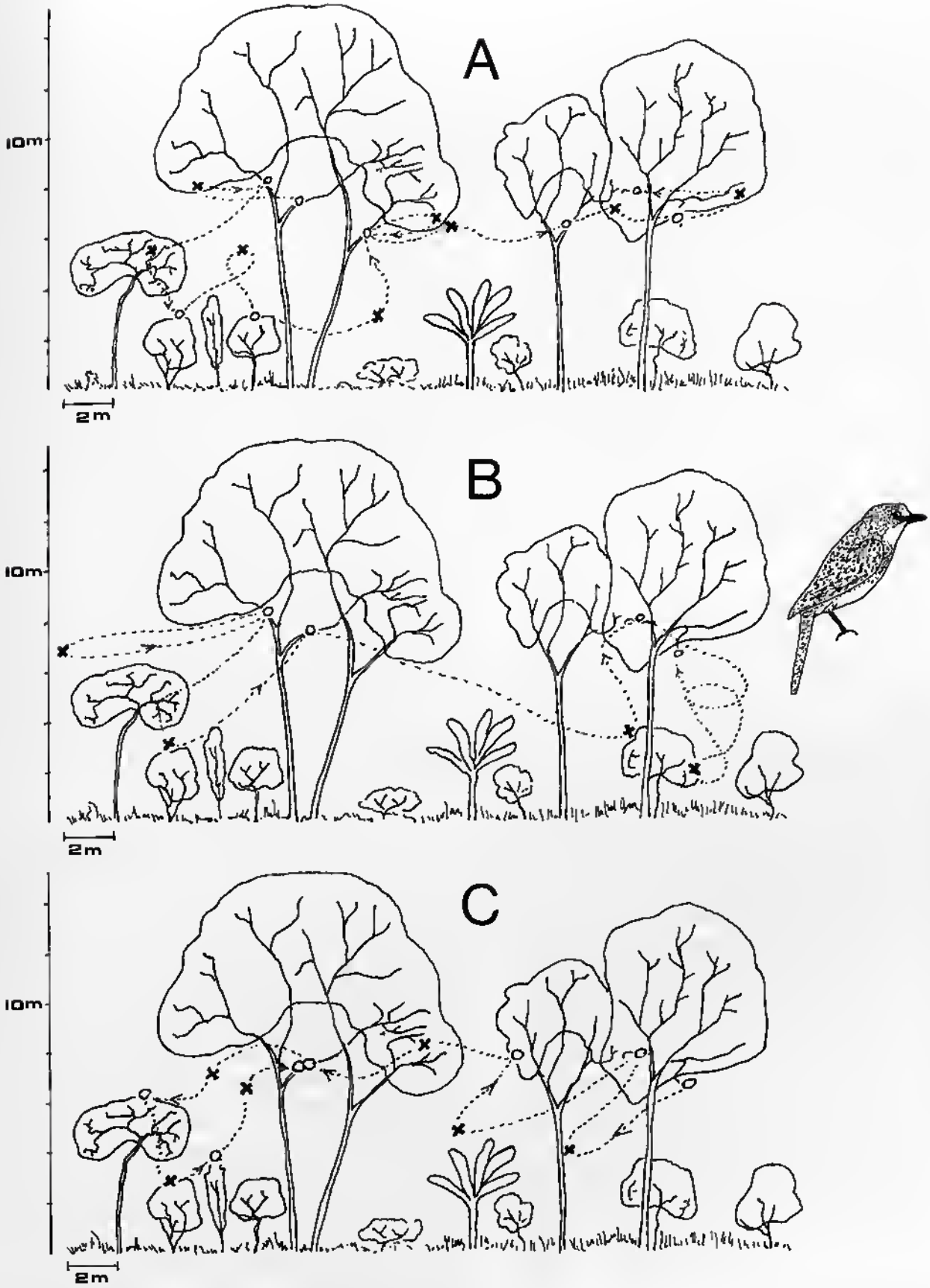


FIG. 41. — Séquences de chasse de *Pedilorhynchus comitatus*. o = poste d'affût ; x = capture de proie. A : 11 h 30-40 ; B : 12 h 45-50 ; C : 14 h 55-15 h 00.

Source : MNHN, Paris

elliptique de 100-120 m, ce qui contribue encore á accroître la ressemblance avec une hirondelle.

Si dans la grande majorité des cas les oiseaux exploitent les espaces aériens lors de leur chasse, il leur arrive cependant de venir circuler tout prés des denses frondaisons des émergents, avec des vols louvoyants et papillonnants, entrecoupés de stations sur des perchoirs dégagés. Jamais nous ne les y avons vus se livrer á des vols sur place pour saisir des proies posées : toutes sont capturées sur l'aile. Il arrive aussi á *Artomyias* de se tenir dans les couronnes des plus hauts arbres. Il se poste alors dans la partie médiane des grosses branches maîtresses inférieures et de là chasse dans la partie centrale, dégagée, du houppier, sous les feuillages, revenant trés souvent au même perchoir.

Nous mentionnerons avoir observé le 4 mars 1975 cette espéce houspillant á plusieurs reprises des Pouillots fitis *Phylloscopus trochilus* (Sylviinés paléarctiques) qui voletaient hors des branches latérales d'un grand arbre, en lisiére de défrichement, pour capturer des termites ailés.

Stizorhina fraseri

Le comportement de chasse de cet oiseau est bien celui d'un gobe-mouche. Il se tient á l'affût immobile ou, dans les phases d'excitation, animé de pivotements latéraux saccadés de faible amplitude. Les perchoirs sont fort variables. Ce sont généralement des arceaux de grosses tiges de lianes qui pendent, en s'entremêlant, mais jamais en entrelacs trés serrés ou trés denses, prés des troncs et sous les voûtes de feuillages, notamment quand de grandes quantités de feuilles mortes se sont amassées dans les branches ou dans les nappes et rideaux de lianes qui passent d'une frondaison á l'autre. L'oiseau se poste aussi assez fréquemment sur les grosses branches maîtresses inférieures des arbres et des arbustes, se tenant dans la partie proximale, c'est-á-dire proche de l'axe central du houppier, oú existent de bons espaces libres. Il se met aussi sur les nombreux moignons de branches cassées, les grosses nodosités ou les énormes boursouflures riches en épiphytes qui font saillie le long des troncs des grands arbres de la voûte et des émergents. Il se place aussi au sommet des chandelles, des vieilles souches et même sur les troncs pourris couchés qui parsément le sous-bois. Bien que ne négligeant pas les perchoirs horizontaux, pour sa chasse, il montre toutefois une certaine prédilection pour les supports obliques qui font un angle de 30 á 50° par rapport á l'horizontale et il affectionne particuliérement ceux de gros diamétre (au moins 2 cm, mais généralement 8 á 10 pour les lianes).

La posture d'affût peut être soit dressée, ou au moins oblique si le perchoir est horizontal, soit horizontale si celui-ci est oblique (fig. 42). De ces postes de guet, l'oiseau exploite la surface ou le voisinage immédiat des troncs, des bifurcations de branches maîtresses et des tiges de lianes (37,4 %), les feuillages (36,8 %), les trouées qui séparent les zones de végétation (18,2 %) ou le sol (7,6 %). Les pourcentages cités ont été établis á partir de 171 « première action de chasse » notées lors de la prise de contact avec l'oiseau au cours de l'année (nous n'avons pas trouvé de variation saisonniére).

Lorsque l'oiseau chasse sur les troncs ou sur les tiges et ce dans les sous-bois clairs, il se tient alors le plus souvent sur un perchoir oblique (branche ou liane, parfois le tronc lui-même) d'oú, pour capturer une proie qui circule sur l'écorce ou qui s'y pose, il s'élance d'un vol direct, plongeant, suivi d'un redressement et freinage ailes et rectrices largement déployées. L'insecte (trés souvent une grosse fourmi) est happé dans un brusque claquement de bec dans une projection montante de la tête. À plusieurs reprises, quand nous pouvions voir correctement ce que faisait réellement l'oiseau, nous avons observé qu'il ouvrait de-ci de-lá les galeries de terre des termites qui courent sur les écorces, surtout dans les endroits oú ces conduits s'anastomosent, puis qu'il capturait les insectes ainsi dérangés qui s'affairaient á la réfection des bréches. Une fois, il s'accrocha au tronc pour piquer ainsi rapidement du bec les termites tout en claquant des mandibules. Le manége attira une femelle de *Campethera nivosa*, Picidé, qui le houspilla et prit sa place mais, aprés quelques picotages, s'éloigna, ce pic mangeant normalement des fourmis.

L'exploitation des feuillages, essentiellement de ceux qui s'étalent en bout de branche, se fait depuis un poste d'affût situé sur une branche maîtresse inférieure ou même parfois au cœur du houppier mais le plus souvent depuis un perchoir placé en contrebas des branchages : liane ou moignon de branche ou sommet de chandelle... De lá, l'oiseau va capturer des proies mobiles tout contre les feuilles, souvent même posées sur ou sous elles, faisant alors un bref vol sur place ou plutôt un rapide freinage en crochet, ailes et queue déployées. Il arrive toutefois que l'oiseau sautille dans les branchages, progressant par petits bonds vers leur extrémité, tel un Pycnonotidé (*Phyllastrephus* ou *Andropadus*) et saisisse des insectes — et même des petits fruits — par extension et projection du corps vers l'avant. Fréquemment, quand il se joint aux bandes de chasse plurispécifiques d'insectivores, il tire profit des dérangements d'insectes provoqués par d'autres espéces fouillant plus méthodiquement les feuillages. Ce qui l'améne á l'occasion á houspiller *Fraseria ocreata* ou *Terpsiphone batesi* mais, en revanche, á se faire évincer par *Neocossyphus*

Source : MNHN, Paris

FIG. 42. — Chasse de *Stizorhina fraseri*. À droite : deux postures d'affût (à gauche, sur un perchoir horizontal ; à droite, sur un perchoir oblique). À gauche : séquence de chasse d'un individu le 19 mars 1974, 8 h 30-9 h 05. Les divers perchoirs sont indiqués par des cercles et numérotés dans l'ordre de leur utilisation. Les vols sont signalés en trait discontinu, les captures de proie par des croix, les feuillages par des pointillés.

rufus lorsqu'il suit les nappes de fourmis magnans.

Les chasses, dirons-nous plus typiquement gobe-mouche, c'est-à-dire en vol dans les espaces aériens, n'ont lieu ni dans les grosses trouées de la voûte, ni dans les grandes strates vides de végétation, ni dans les chablis. La pratique de la chasse en vol s'effectue en fait toujours sous les frondaisons, à un mètre ou deux sous les nappes de feuillages ou sous les denses rideaux de lianes, depuis les mêmes perchoirs qui servent à l'exploitation des surfaces des troncs et des tiges. Il est d'ailleurs rare de voir *Stizorhina* revenir au même perchoir pour plus de 3 ou 4 actions de chasse. En outre, il est apparemment plutôt malhabile à la poursuite des proies mobiles : tout au plus quelques descentes en feuille morte ou papillonnantes mais jamais de vols soutenus et à haute manœuvrabilité comme chez les vrais chasseurs aériens.

La chasse au sol, dans des endroits dégagés, est ordinairement pratiquée depuis un perchoir situé entre 1 et 3 m de hauteur et qui peut être une souche, un tronc mort encore sur pied ou couché, une basse branche d'arbuste ou un arceau de liane. Ce mode de chasse rappelle alors beaucoup celui d'autres gobe-mouches essentiellement savanicoles comme les *Bradornis* ou les *Melaenornis*. Cependant, notamment lorsqu'il capture des termites *Macrotermes* ou les insectes attirés par des fruits tombés au sol naturellement ou après action humaine (par exemple près des enclos expérimentaux de M'Passa), il arrive qu'il chasse alors en sautillant par terre, happant les insectes qui courent au sol ou sur les fruits ou, en sautant vivement, ceux qui volètent alentour. Nous n'avons jamais observé *Stizorhina* qui picorait au sol en retournant la litière comme le font les vrais Turdinés.

D'une manière générale, les proies sont capturées entre 2 et 8 m du perchoir, parfois moins ou plus, jusqu'à une quinzaine de mètres. La fig. 42 illustre une séquence de chasse d'un individu et montre la localisation préférentielle autour des troncs et au voisinage des feuillages en même temps qu'elle souligne la modalité de l'utilisation du milieu, notamment la grande mobilité dans la dimension verticale.

Source : MNHN, Paris

Fraseria ocreata

Tant dans la grande forêt que dans les formations secondaires, c'est un oiseau des houppiers des arbres et des arbustes, ainsi que des nappes de lianes feuillues qui s'étalent entre ceux-ci. Il s'intéresse aussi au sommet des vieux troncs vermoulus où croissent des fouillis de mousses et d'épiphytes.

Il exploite essentiellement les branchages où on le voit circuler le long des tiges très inclinées et sur les grosses branches maîtresses, surtout si elles sont encombrées de mousses, de lichens et de touffes luxuriantes d'épiphytes. Il s'y meut comme un *Dryoscopus*, Laniidé Malaconotiné, dans une posture soit oblique (cf. A de la fig. 43) soit, le plus souvent horizontale (fig. 43 F). On le voit ainsi sautiller ou courir par bonds allongés et rapides (postures I, A, E ou D de la fig. 43) sur les branches, pivotant sans cesse d'un côté à l'autre et allant saisir une proie posée sur l'écorce, ou bien fouillant un amas de mousses ou de lichens, ou encore pénétrant dans une touffe d'épiphytes dont il prospecte les larges limbes et retourne la surface des paquets de feuilles mortes qui s'y sont entassés. Généralement, il circule ainsi sur les branches pour pénétrer d'un bond dans les grosses touffes de feuillages denses : il relève alors les rectrices en les entrouvrant et les agitant rythmiquement d'un côté à l'autre par un tortillement de croupion très caractéristique, tous les mouvements étant décomposés. Ce faisant, les ailes peuvent être tenues soit légèrement tombantes, soit abaissées et arquées à demi-déployées (fig. 43 B, C, D). L'entrée dans la touffe de feuillages peut aussi se faire dans une posture allongée où les ailes sont redressées et à demi-ouvertes (fig. 43 E), à l'issue d'une course rapide sur la branche ou dans un bond. Dans les feuillages, *Fraseria ocreata* reste cependant dans l'intérieur des couronnes, ne s'aventurant guère, pour ne pas dire qu'occasionnellement, dans les extrémités des rameaux : manifestement, il évite les supports flexibles ou de diamètre trop faible. Il paraît en effet éviter totalement les perchoirs inférieurs à 1 cm de diamètre, c'est-à-dire ceux sur lesquels ses déplacements par sautillement sont impossibles. Tant qu'il peut ainsi progresser en sautillant, il capture ses proies en les piquant du bec soit par piochage direct, soit par extension du corps. Quand il ne le peut plus, il saute alors dans les feuillages voisins, à son niveau ou au-dessus, dans une attitude oblique (fig. 43 A) ou très redressée (fig. 43 H). Il effectue alors soit un bond ailes fermées ou entrouvertes à quelques décimètres, soit un court vol plané ou battu mais jamais à grande distance (au plus 2 m) pour aller prendre une proie sur ou sous une feuille ou contre une tige. C'est ainsi que, dans les formations secondaires, il court sur les branches et les pétioles des parasoliers pour capturer en sautant des insectes sous les folioles. On ne le voit que rarement faire du vol sur place ou poursuivre, dans une descente en feuille morte, une proie qui lui a échappé. Affectionnant beaucoup les chenilles, il sait très bien les trouver dans les feuilles vertes qu'elles ont enroulées en cornet pour leur nymphose : il déroule ces cornets avec dextérité, ne les dilacérant pas comme le fait, par exemple, *Malimbus nitens*, Plocéidé.

Si l'espèce exploite avant tout les écorces et les feuillages de la partie interne des couronnes, où elle fait montre d'une grande mobilité (les oiseaux ne restent que rarement sur place) et se déplace essentiellement en sautillant, il lui arrive de descendre au sol où elle sautille dans une attitude horizontale (fig. 43 I) qui évoque davantage celle des Turdinés que celle des Muscicapinés qui, par terre, conservent leurs postures redressées. Toutefois, l'exploitation du sol n'est qu'exceptionnelle : nous ne l'avons observée que trois fois, pour des oiseaux autour d'une nappe de chasse de fourmis. Généralement, lorsqu'ils suivent les magnans (beaucoup plus dans le secondaire que dans la grande forêt), les *F. ocreata* restent au-dessus d'elles, dans la végétation.

À l'instar de la plupart des oiseaux de notre zone d'étude, *F. ocreata* chasse activement les sexués ailés des termites et des fourmis lors des essaimages. Bien que peu courante, la chasse aérienne n'est toutefois pas uniquement pratiquée dans ces circonstances. On peut l'observer lors de séquences au cours desquelles l'oiseau exploite les parties centrales claires des houppiers des émergents. Les insectes volants sont alors capturés dans les espaces libres sous les feuillages, depuis la partie basale des grosses branches maîtresses ou des arceaux d'épaisses tiges de lianes. L'oiseau se comporte alors comme un vrai gobe-mouche, du moins dans sa posture d'affût (fig. 43 G). La technique de capture est toutefois quelque peu différente, manifestement l'oiseau ne possède pas les remarquables aptitudes de vol et notamment les facultés de manœuvre des vrais chasseurs aériens. La proie, au vol malhabile, est saisie entre 2 et 6 m de là, à la suite d'un vol battu ascendant, dans un rapide arrêt au cours duquel l'oiseau referme les ailes et se laisse ensuite tomber en relevant haut la tête, cambrant le dos puis rejoint son perchoir — ou un autre — dans une longue glissade entrecoupée de battements d'ailes. Manifestement aussi, le bec de l'oiseau n'est pas adapté à happer des proies mobiles.

La fig. 43 schématise la localisation de l'espèce lors de sa recherche de nourriture. Nous y avons fait figurer celle de *Stizorhina fraseri* : des relations agonistiques ont été observées, *fraseri* repoussant

Source : MNHN, Paris

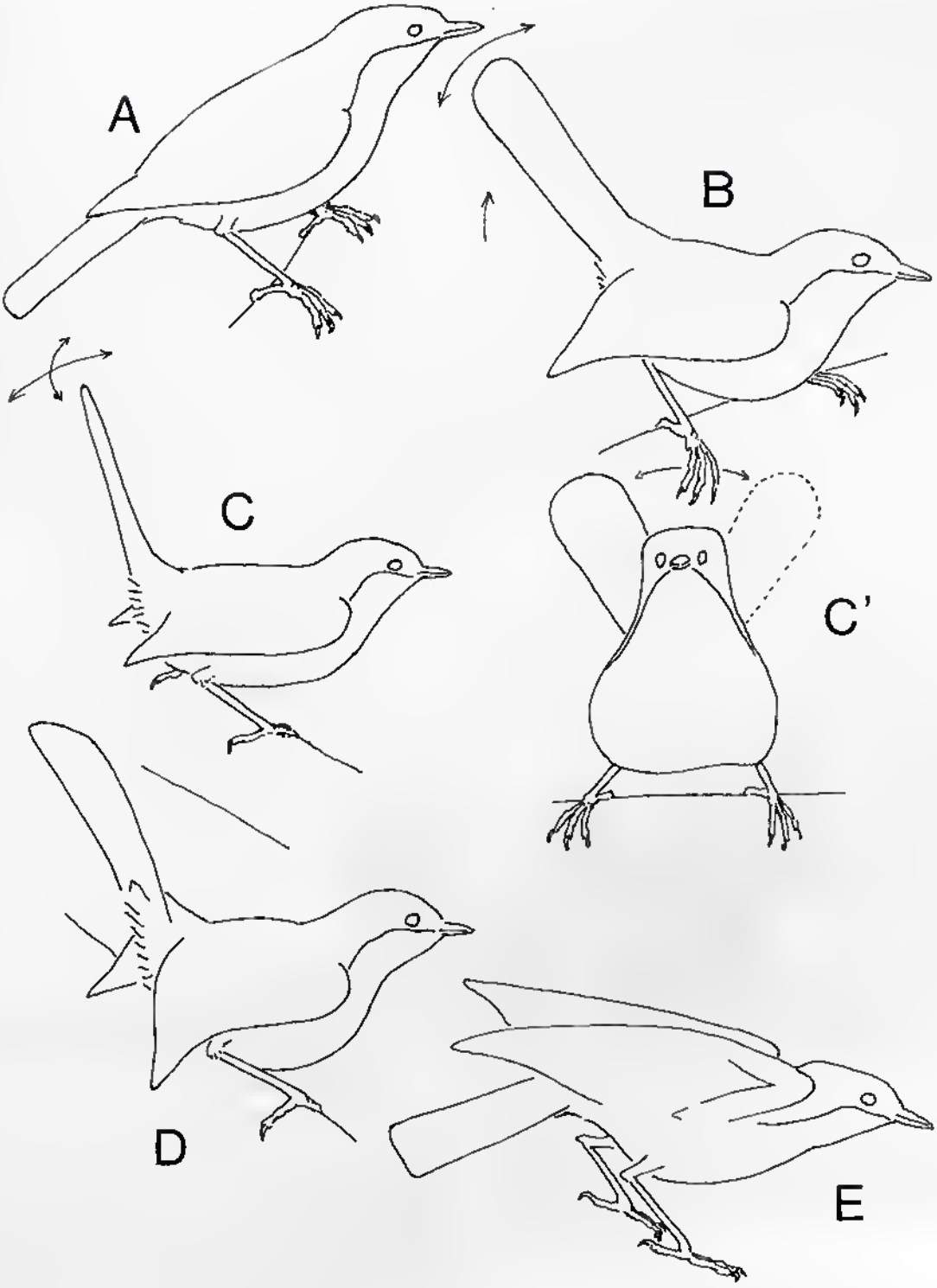


FIG. 43. — Postures de chasse de *Fraseria ocreata* (voir texte).

Source : MNHN, Paris

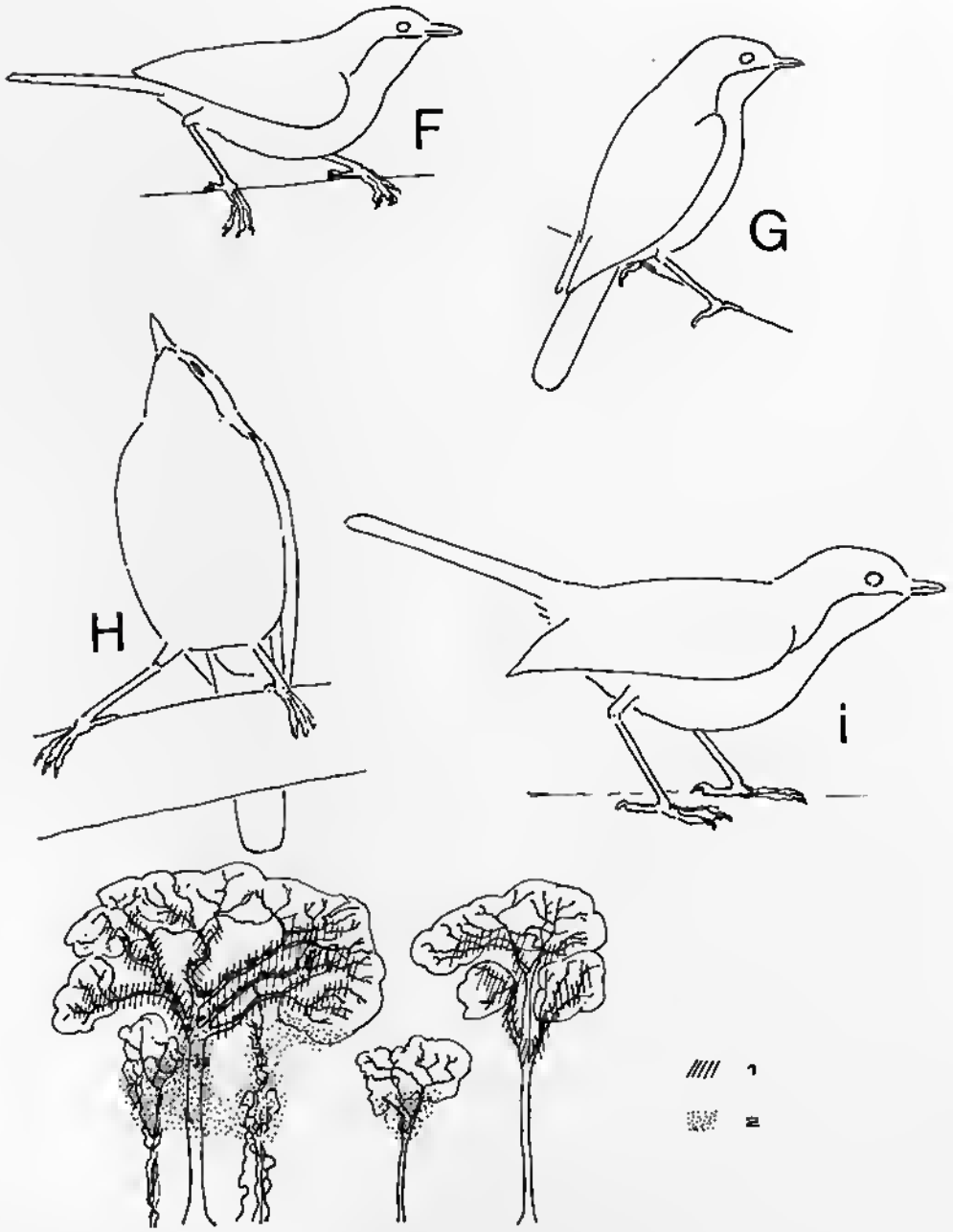


FIG. 43 (suite). — Le schéma du bas illustre les zones exploitées par *F. ocreata* et *S. fraseri* lorsqu'ils sont ensemble (obs. du 10 avril 1974).

ocreata qui exploitait des revêtements de mousses et des touffes d'épiphytes sur un tronc et descendait dans des lacis de grosses lianes.

Fraseria cinerascens

Nous avons déjà insisté sur la localisation précise de cette espèce au bord de l'eau où elle fréquente les niveaux les plus bas de l'étagement végétal. En réalité, ce confinement á la berge des rivières et des gros marigots se relâche un peu durant la grande saison sèche quand l'oiseau s'écarte des rives tout en continuant cependant á les fréquenter. C'est ainsi qu'il se rencontre sur toute la surface des îles et, ailleurs, s'avance plus profondément dans la forêt de terre ferme, sans toutefois quitter le voisinage des cours d'eau.

Source : MNHN, Paris

Ses modalités de recherche de la nourriture sont assez variées. Nous pouvons les classer en quatre grands types : l'affût (67,1 %), la prospection des troncs et des tiges et de leur cortège d'épiphytes, mousses... (17,1 %), les déplacements dans les feuillages (9,2 %) et enfin l'exploitation du sol (6,6 %). Ces pourcentages ont été obtenus à partir de l'observation précise de la première action de chasse lors de 76 prises de contact avec l'oiseau non dérangé. Ce faible nombre de données s'explique par le caractère très farouche (déjà souligné par Brosset 1971) de cette espèce qui, alertée, monte aussitôt dans le sous-bois et, très méfiante, ne reprend pas facilement ses activités.

Par son port et même sa silhouette rondelette, cet oiseau évoque beaucoup, pour un observateur européen, le Rouge-gorge *Erithacus rubecula*, Turnidé. Cependant, comme le soulignent les pourcentages mentionnés plus haut, son comportement de chasse est dans l'ensemble celui d'un Muscicapiné, intermédiaire toutefois entre ceux des *Bradornis* ou des *Melaenornis* qui capturent beaucoup de proies au sol et ceux des *Muscicapa*, plus nettement aériens.

La chasse à l'affût est pratiquée depuis un perchoir bien dégagé et de fort diamètre (plusieurs cm) : un arceau de grosse tige de liane pendant sous les feuillages, une branche maîtresse basse d'un arbre ou d'un arbrisseau, ou une vieille souche, ou un tronc cassé encore sur pied. Ces postes sont toujours situés dans la pénombre, dans des endroits très ombragés, à proximité immédiate, généralement un peu en-dessous, des zones de feuillages serrés. Ils s'observent notamment sous les voûtes sombres constituées par les épais rideaux de lianes qui se mêlent aux feuillages denses des branches latérales des arbres de la berge qui retombent en s'avançant bien au-dessus de l'eau et dont les extrémités et les parties les plus basses sont encombrées de débris végétaux divers amassés là par les crues. Sur ces perchoirs, l'oiseau se tient dans une posture redressée mais généralement plus oblique que celle des *Muscicapa*, en fait la variabilité est assez grande (fig. 44, voir aussi les attitudes

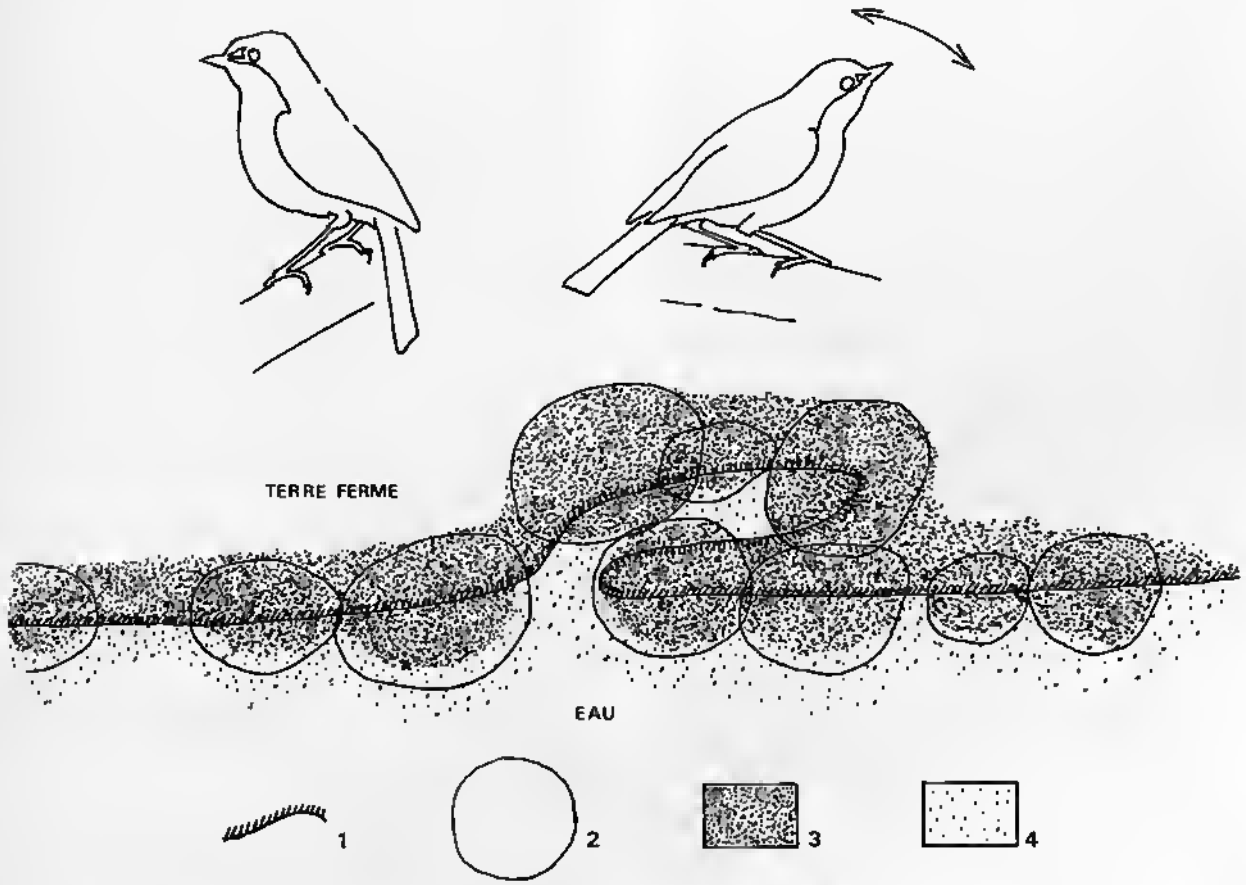


FIG. 44. — Chasse de *Fraseria cinerascens*. En haut : postures d'affût en milieu très ouvert (à gauche) et dans la végétation dense (à droite). En bas : représentation schématique des rapports spatiaux entre *F. cinerascens* et *M. cassini*.
1 = rive, 2 = couronne des arbres dont les branches retombent au-dessus de l'eau, 3 = zones occupées et défendues par *F. cinerascens*, 4 = zones exploitées par *M. cassini*.

Source : MNHN, Paris

d'*ocreata* A et G de la fig. 43). De lá, l'oiseau s'élance pour capturer une proie en déplacement dans les espaces libres sous ou entre les feuillages mais le plus souvent posée sur ces derniers ou contre un tronc ou sur une tige. Très fréquemment la proie est saisie sans que l'oiseau marque de temps d'arrêt bien net, il n'hésite toutefois pas à voler sur place si besoin est.

Les déplacements dans les feuillages consistent en sautillements sur les branches et dans les rameaux, entrecoupés de plongées ou montées sur l'aile, parfois de virevoltes ou de crochets. Manifestement, dans la plupart des cas l'oiseau perturbe ainsi le milieu et de fait, après une de ces séquences agitées, il se place en contrebas de la zone ainsi parcourue et se livre alors á la chasse á l'affût habituelle. Néanmoins, le parcours dans les feuillages peut très bien se faire sans être pour cela une technique pour déranger les insectes qui y sont posés. L'oiseau se déplaçant comme un *Dryoscopus*, y « cueille » ses aliments (arthropodes divers mais aussi, á l'occasion, des fruits) soit depuis son perchoir, soit á l'issue de bonds ou de courts vols. Nous l'avons occasionnellement observé capturant des insectes pris dans des toiles d'araignées en voletant sur place.

Un autre aspect de la recherche de nourriture concerne l'exploitation ou plutôt la prospection des fûts et des branchages vermoulus, pourrissants, couverts d'épiphytes, de mousses et de lichens, abattus dans les lits des marigots ou le long de la berge des cours d'eau, ou encore l'exploration des systémes radiculaires trés enchevêtrés des arbres de la forêt inondable, ou la localisation sur les écorces des troncs et des grosses branches maîtresses s'avançant au-dessus de l'eau... *Fraseria cinerascens* y circule en sautillant plus ou moins rapidement. Il picore de-ci de-lá des proies posées mais effectue aussi de brusques envols pour capturer á courte distance (souvent vers le haut) des proies mobiles dans les espaces libres ou qu'il a repérées sur les écorces ou sur les matelas de mousses et de lichens.

La chasse au sol est relativement peu fréquente : toujours effectuée depuis un perchoir bas (0,4 á 1 m), tronc ou grosse branche abattus, vieille souche, tige sinueuse d'une liane... L'oiseau plonge sur la proie au sol. Il chasse ainsi dans des zones récemment exondées ou au voisinage de fruits tombés (par exemple de ceux d'*Irvingia gabonensis*, de *Panda oleosa* ou de *Mammea africana*) qui attirent les insectes. Nous ne l'avons personnellement jamais observé retournant la litiére ou extrayant des vers de terre. Brosset (1971) signale pourtant avoir vu cet oiseau capturer des vers sur les sols vaseux de la forêt inondable, vers qui étaient ensuite donnés aux jeunes encore au nid. S'agissait-il d'un comportement individuel et fortuit ? Nous mentionnerons cependant avoir constaté une fois un adulte apportant á ses jeunes un ver rouge, mais qui nous sembla avoir été pris en surface, au pied d'une vieille souche vermoulue et couverte de mousse plutôt qu'aprés piochage comme le font les vrais Turdinés.

Nous ferons également état ici des comportements agressifs de *Fraseria cinerascens* á l'égard d'autres espéces en train de s'alimenter, comportements ne faisant apparemment pas intervenir la territorialité ou la défense des abords du nid. C'est ainsi que nous avons observé á plusieurs reprises cet oiseau houspillant *Ispidina picta*, Alcédinidé, qui chassait á l'affût, *Cyanomitra olivacea*, Nectariniidé, qui poursuivait des insectes en voletant hors des feuillages et *Terpsiphone batesi* qui effectuait ses vols plongeants sous les branchages. Dans ce dernier cas, un oiseau fut même vu poursuivre le *Terpsiphone* en le serrant de prés et lui donner des coups de bec tout en le forçant á s'éloigner sur la terre ferme, au-delá de la rive. Ces cas d'agressivité interspécifique suggérent que *cinerascens* évincerait plutôt les oiseaux qui chassent comme lui que des espéces particuliéres. C'est effectivement ce qu'illustre l'observation suivante. Un *Andropadus latirostris*, Pycnonotidé, qui circulait dans les feuillages des arbustes au-dessus de l'eau et au voisinage d'un *F. cinerascens* était absolument ignoré par ce dernier tant qu'il sautillait dans les rameaux feuillus des extrémités des branches. Mais, dés qu'il se lança dans un vol sinueux, á la poursuite d'un papillon, le *Fraseria* le houspilla violemment et ne le laissa tranquille que lorsqu'il eut regagné les feuillages.

En revanche, nous considérons comme des marques de territorialité interspécifique les attaques répétées et trés vives de *cinerascens* á l'égard de *Fraseria ocreata* quand celui-ci abaisse sa hauteur de chasse dans une zone occupée par celui-lá. Chaque fois que nous avons vu *ocreata* descendre dans les branchages inférieurs des arbres du bord de l'eau en présence de *cinerascens*, il a été immédiatement agressé et repoussé vers les strates supérieures. De la même maniére, *cinerascens* repousse violemment (chants, poursuites en vol, harcélement et becquetage) *Muscicapa cassini* quand celui-ci s'aventure á venir chasser sous les voûtes de feuillages où il se tient : *cassini* est alors systématiquement repoussé vers la face externe des feuillages (côté eau), dans les trouées ou du moins dans les zones trés éclairées (fig. 44).

Hyliota violacea

Nous avons déjá insisté sur sa fréquentation des plus hauts niveaux de l'architecture forestiére, du moins d'aprés le peu d'observations que nous avons

Source : MNHN, Paris

pu faire. L'espéce est trés mobile et rapide dans ses déplacements. Il s'agit typiquement d'un explorateur des feuillages périphériques des arbres. L'oiseau circule dans les branches latérales des houppiers, notamment dans les tiers distaux, les plus feuillus. Il saute de rameau en rameau et ce avec une trés grande vivacité, visitant toute la périphérie des couronnes des émergents et des plus hauts arbres de la voûte s'attachant plus particuliérement á la prospection des extrémités des branches. La recherche des proies s'effectue dans une posture horizontale au cours de déplacements rapides dans la végétation claire, oblique (avec les rectrices dans le prolongement du corps) dans les feuillages serrés. Les proies sont saisies (piquées du bec) sous les limbes soit, cas le plus fréquent, par une vive extension et projection du corps, l'oiseau ne quittant pas son perchoir, soit par un saut allongé horizontal ou ascendant, plus rarement plongeant au terme duquel la proie est capturée sans arrêt marqué ou dans un trés court vol sur place. La poursuite en vol d'une proie nous a semblé rare. Dans sa prospection des feuillages, l'oiseau pivote trés fréquemment d'un côté à l'autre et sa fréquentation des extrémités des branches l'améne souvent á s'avancer dans le bout des rameaux flexibles pour picorer la face supérieure des feuilles dans des postures inclinées vers le bas, mais nous ne l'avons pas vu y adopter des attitudes acrobatiques de Mésanges ou de Pouillots. En somme, son comportement de chasse évoque bien celui des Sylviinés mais il faut toutefois remarquer que les sauts vers le haut et sous les feuilles, bien qu'à trés courte distance, ne manquent pas de rappeler ceux des Platysteirinés. Nous n'avons pas observé de mouvements particuliers des ailes autre que de légers décollements des pointes durant les progressions rapides, accompagnés de quelques mouvements latéraux des rectrices non déployées.

Megabyas flammulatus

Nos observations de cette espéce demeurent fragmentaires. Cet oiseau nous a paru trés mobile, se déplaçant d'un grand arbre á un autre par un vol soutenu assez rectiligne et rapide, battu mais entrecoupé de bréves glissades. Lors des phases de battements accélérés mais saccadés des ailes, celles-ci donnent lieu á un vrombissement rythmique. Pour rechercher sa nourriture, l'oiseau demeure dans les couronnes des arbres ou du moins á leur voisinage immédiat. La posture est dressée (cf. fig. 7) et les rectrices, fermées, sont trés souvent, parfois même continuellement, animées d'un lent balancement latéral. Le chasseur se place le plus fréquemment dans le tiers médian des branches latérales, presque toujours sur de gros supports, dans la moitié inférieure du houppier. De lá, il surveille les feuillages par des inclinaisons de la tête sur le côté et s'élance à quelques métres, généralement dans un vol plongeant, voire horizontal mais plus rarement ascendant, et va cueillir une proie sous les feuilles en faisant un court vol sur place ou, parfois, dans un rapide crochet sur l'aile. Il ne revient qu'occasionnellement au même perchoir. Nous l'avons vu aussi circuler dans les branchages en sautillant et y poursuivre dans des vols papillonnants, voire dans des chutes en feuille morte, des insectes á l'intérieur des feuillages. Nous l'avons également observé sur de grosses branches mortes en bordure de chablis allant picorer des proies sur les feuillages externes des couronnes des arbres, á des distances d'une douzaine de métres en moyenne, mais atteignant 20 m á l'occasion.

Bias musicus

Cet oiseau exploite lui aussi les feuillages, se localisant sur le pourtour des couronnes des arbres, notamment des émergents, et des arbustes mais s'intéresse aussi aux grands rideaux de lianes qui poussent dans les formations secondaires. Il importe toutefois de préciser qu'il ne pénétre pas dans ces feuillages ; il se tient constamment à leur périphérie. Les proies sont recueillies sur les feuilles externes ou sur les inflorescences. On soulignera ici la prédilection que montre cette espéce pour la végétation en fleurs (notamment les *Harungana*, trés abondants dans les formations secondaires), sans que toutefois sa localisation y soit exclusive.

La recherche de la nourriture procéde du mode de chasse á l'affût mais sans poste fixe. L'oiseau se perche, dans une attitude redressée mais oblique, parfois même avec le dos voûté et la tête tenue horizontalement mais projetée vers l'avant et animée de lents mouvements latéraux (fig. 45 A, C, D). Lorsqu'il surveille des feuillages situés en contrebas, il adopte trés souvent une posture horizontale mais bossue, tout en bougeant réguliérement l'avant du corps d'un côté á l'autre (fig. 45 B). Les perchoirs sont presque toujours, constitués par les extrémités flexibles des rameaux feuillus, parfois par des fines tiges de lianes qui dépassent légérement des feuillages ou plutôt qui serpentent á leur surface car, contrairement aux chasseurs aériens, cet oiseau ne se poste pas sur les supports trés durs et dégagés qui ne lui permettent pas une vue rasante des feuillages. Sur les parasoliers, il est ainsi rare, pour ne pas dire exceptionnel de le voir se poser sur le pétioles ou sur les branches, il se met de préférence au sommet des feuilles, au point de flexion des folioles. Les proies sont capturées

Source : MNHN, Paris

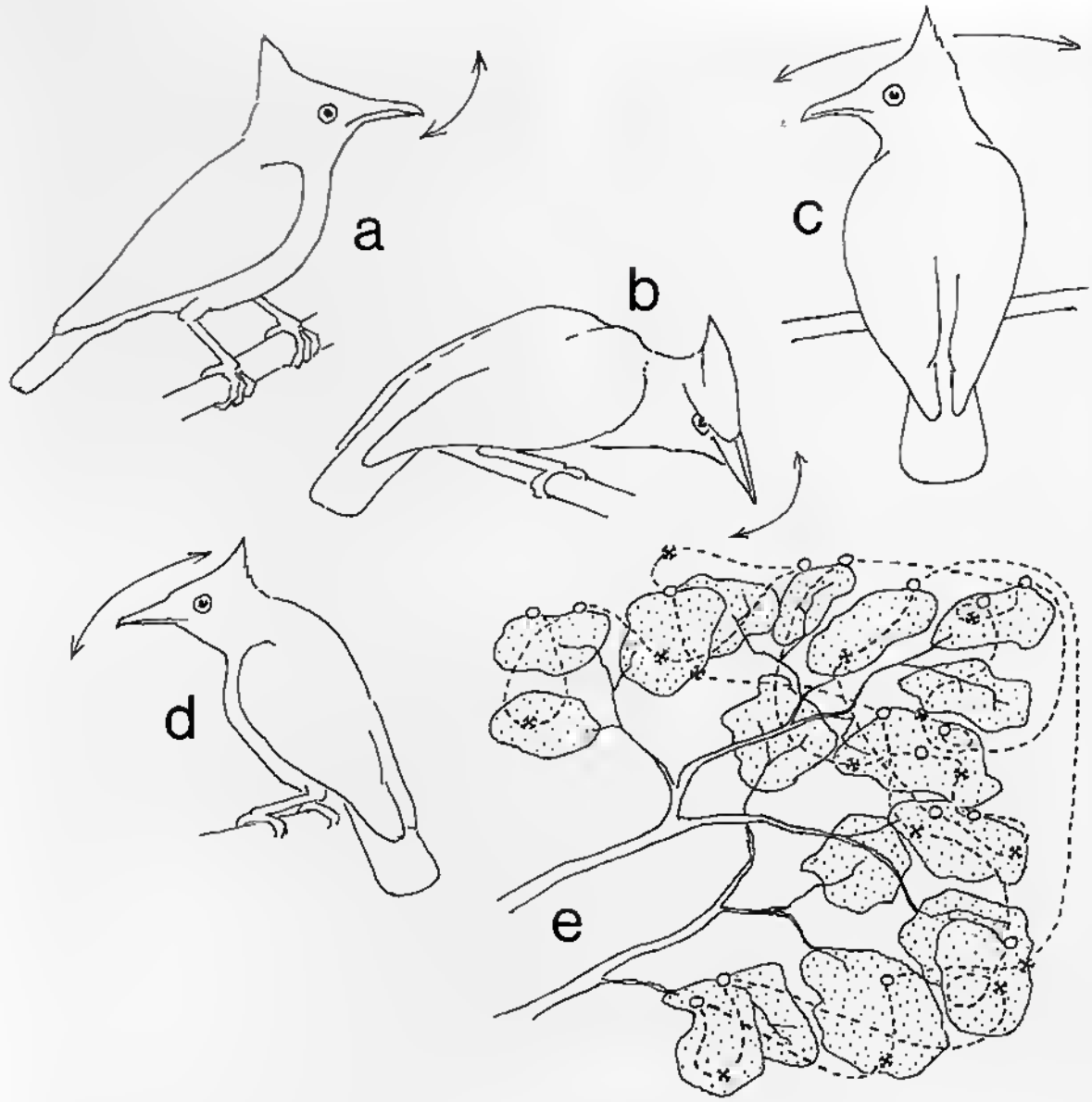


FIG. 45. — Chasse de *Bias musicus*. A, B, C, D . postures d'affût (cf. texte). E = séquence de chasse : les postes d'affût sont figurés par des cercles, les trajets par des tirets, les captures de proie par des croix et les feuillages par des pointillés.

posées, ou juste à leur arrivée ou à leur départ ; manifestement l'oiseau répugne à les poursuivre sur de longues distances, sans doute parce que son vol papillonnant, en raison des ailes très larges et arrondies à leur extrémité, ne l'y prédispose pas. En revanche, il est particulièrement habile à les happer dans des virevoltes et des crochets louvoyants sur de courtes distances (2 à 4 m du perchoir). D'une manière générale, il se place en position dominante par rapport aux touffes de feuillages surveillées et, de là, plonge en papillonnant ou en planant en chute libre, tout en se maintenant très près des feuilles ou des fleurs, et en effectuant des boucles. Il capture sur l'aile ou en voletant rapidement et brièvement sur place, les proies ainsi dérangées et repérées. On le voit aussi évoluer en papillonnant et serpenter tout en remontant le long des nappes de feuillages, principalement le long des grands rideaux de lianes qui pendent sur la périphérie des couronnes et happer ainsi des insectes au passage, sans se poser, sauf s'il s'agit d'une grosse proie nécessitant d'être frappée sur un support pour être tuée ou désailée. Nous ne l'avons vu qu'occasionnellement, lors d'essaimages de termites, se comporter comme

Source : MNHN, Paris

un gobe-mouche typique : depuis un poste d'affût fixe capturer des insectes en vol á quelques métres de lá, mais toujours en papillonnant et décrivant des spirales ou des boucles.

La fig. 45 E schématise une séquence de chasse active, pendant 1 h, dans les branches latérales de la couronne d'un émergent : l'exploitation exclusive de la face externe des feuillages périphériques y est évidente. On remarquera également la grande mobilité de l'oiseau (dans le cas précis il ne s'agissait pas d'un arbre en fleurs), la fréquence des vols plongeants et la sinuosité des déplacements, rappelons-le tous effectués en vol papillonnant.

Batis minima

Oiseau des strates moyennes et supérieures des formations secondaires âgées, il est strictement localisé aux feuillages périphériques des couronnes des arbres et arbustes. Il affectionne particuliérement, pour ne pas dire exclusivement, les essences á petites feuilles, aux branchages relativement clairs. Il montre ainsi, comme *B. poensis* du reste, un attrait trés vif pour les Mimosacées, relativement abondantes d'ailleurs dans les milieux remaniés par l'homme. Il se localise dans les tiers ou trois quarts distaux des branches, oú il se déplace en sautant de rameau en rameau, toujours dans les feuillages clairs. Il montre cependant une nette propension á fouiller ou plutôt surveiller plus activement les extrémités des branches oú il exploite l'entomofaune qui fréquente les fleurs et les feuillages terminaux. On le voit ainsi y chasser par bonds á courte distance (de quelques décimétres á 1,5 m au plus), ou par courts vols circulaires, allant capturer ses proies sur ou sous les feuilles les plus externes soit directement sans marquer de temps d'arrêt, soit en voletant sur place pendant un court instant. On peut aussi l'observer se mettant sur des extrémités effeuillées de fins rameaux latéraux et capturant sur l'aile, en volant contre les feuillages ou les inflorescences les insectes, qui s'y posent ou qu'il dérange. Chaque action de chasse est toujours suivie d'un changement de perchoir. Ses mouvements de chasse sont essentiellement ascendants ou horizontaux, rarement plongeants. Les attitudes sont érigées (fig. 7). L'oiseau est donc typiquement un prospecteur de feuillages, non pas un chasseur á l'affût bien qu'il puisse le devenir á l'occasion, notamment pour exploiter des essaimages de termites ou de fourmis.

Batis poensis

Lui aussi est nettement un prospecteur des feuillages des couronnes des arbres, notamment des émergents laissés en place dans les zones cultivées mais á la faveur desquels il transgresse parfois á la lisiére de la forêt primaire.

Son mode de chasse ressemble beaucoup á celui de *B. minima* mais les vols sont plus allongés (1 á 3 m) et plus souvent ascendants, bien que l'oiseau n'hésite pas à effectuer des déplacements horizontaux ou plongeants. Cette différence dans l'inclinaison des vols de chasse et de leur distance tient au fait que cette espéce prospecte davantage l'intérieur des houppiers que leur périphérie, contrairement á *minima*. Généralement le chasseur se place dans la partie moyenne des branches feuillues, á moins d'un métre sous les touffes de feuilles et de lá, s'élance pour capturer ses proies posées sur la végétation tant directement, sans marquer d'arrêt, qu'á l'issue d'un court vol sur place. Si comme *minima* il est attiré par les arbres á feuillages clairs, notamment les Mimosacées et plus particuliérement celles qui ont des ports d'Acacias (arbres á couronne tabulaire), il ne néglige pas pour autant les essences à grosses feuilles disposées en touffes serrées. Fréquentant beaucoup les associations plurispécifiques d'insectivores, il suit ainsi les oiseaux qui parcourent activement les feuillages comme *Eremomela badiceps* et, placé en contre-bas de ceux-ci, chasse sur l'aile les insectes dérangés, tout en se déplaçant de perchoir en perchoir. D'une manière générale, il évite les feuillages périphériques, ne s'avançant guére dans les extrémités des rameaux terminaux. La fig. 46 A illustre la posture de base la plus courante (cf. aussi fig. 7) et schématise (B) le mode de prospection des branchages. Bien qu'ayant á revenir ultérieurement sur le sujet, nous avons également indiqué comment *poensis* et *minima* se placent dans les feuillages de la couronne d'un émergent lorsqu'il leur arrive de s'y trouver ensemble (fig. 46 C). Nous anticiperons en précisant qu'il s'agit d'un véritable partage car *poensis* se montre agressif á l'égard de *minima* et le repousse vers les extrémités des branches (toujours á moins de 6 m de distance) s'il montre des vélléités á pénétrer à l'intérieur du houppier en s'écartant des rameaux périphériques.

Platysteira cyanea

Oiseau des arbres et des arbustes, il se localise dans les houppiers. À l'instar des *Batis*, il parcourt activement les feuillages. Toutefois, ses modes de chasse apparaissent un peu plus variés, en raison de la prospection générale qu'il fait des houppiers. Le plus courant est celui que nous avons décrit pour les *Batis*. L'oiseau progresse en sautillant dans les moitiés distales des branches (posture D de la fig. 46), c'est-à-dire dans les parties feuillues de

Source : MNHN, Paris

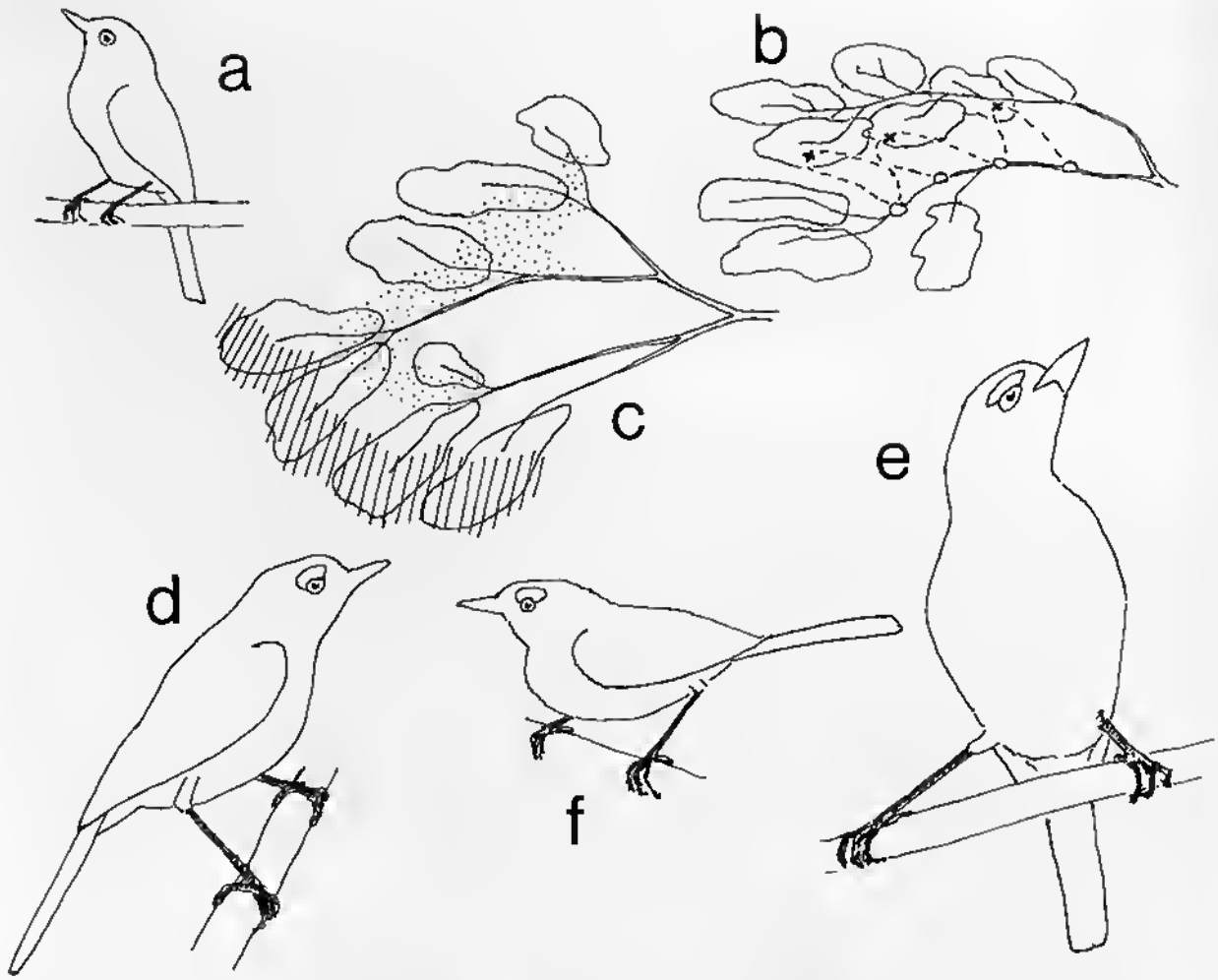


FIG. 46. — A : posture de chasse de *Batis poensis* ; B : séquence de chasse de cette espèce dans les feuillages (les postes d'affût sont désignés par des cercles, les trajets par un trait discontinu, les captures de proie par des croix) ; C : localisation différentielle de *B. minima* (hachures) et de *B. poensis* (pointillés) ; D, E, F : postures de chasse de *Platysteira cyanea* (voir texte).

celles-ci. Les actions de chasse se font par bonds ou courts vols à l'issue desquels la proie est saisie sur ou sous une feuille, soit sans temps d'arrêt soit au cours d'un bref vol sur place. Les déplacements (l'oiseau change sans cesse de perchoir) se font non seulement dans les branchages mais aussi dans les feuillages tant internes que périphériques ; en fait la localisation de *P. cyanea* regroupe celles de *B. poensis* et de *B. minima*. Ses vols de chasse se font tant horizontalement qu'en montant, plus rarement en plongeant sur des distances de 2 à 4 m, lorsqu'il se tient dans la partie claire des branches au cœur du houppier (posture E de la fig. 46), l'oiseau sait fort bien se faufiler entre les entrecroisements des tiges et dans les dédales des rameaux feuillus. Lorsqu'il chasse dans la partie distale des branches, il progresse plus volontiers du bas vers le haut selon des parcours très sinueux : les proies sont alors prises dans des vols ascendants et obliques (entre 5 et 30°), à des distances de 0,5 à 1,5 m du perchoir. À la différence des *Batis*, il est courant de le voir sautiller rapidement le long des branches maîtresses ou secondaires tout en surveillant les feuillages avoisinants où il lui arrive fréquemment de pénétrer tel un *Dryoscopus* (fig. 46 F), se déplaçant sur les tiges flexibles, entre les feuilles. Souvent, à la suite de ces circuits dans les nappes de feuillages (parfois l'oiseau y décrit des zigzags d'un vol ondulant et claquant, pas aussi bruyant toutefois que lors des démonstrations territoriales), il se place alors en contre-bas de celles-ci et y guette attentivement les mouvements des insectes.

Contrairement aux *Batis* qui semblent assez généralement attirés par les arbres à feuillages

Source : MNHN, Paris

clairs, *Platysteira* ne montre aucune préférence. On le voit aussi bien dans des arbres à feuillages clairs, à grosses feuilles simples (par exemple les avocatiers ou des cacaoyers) ou à petites feuilles simples, ou à feuilles découpées (manioc, Mimosacées diverses) que dans des ligneux à feuillages denses ou contractés en touffes serrées, voire au cœur des frondaisons des palmiers.

Si les grosses proies sont toujours tuées en les frappant sur un support par de brusques mouvements latéraux de la tête, nous avons observé un individu qui capturait une chenille verte de 4 cm, la cognait sur son perchoir par des hochements de tête puis, comme elle s'enroulait autour de son bec, la déroulait à l'aide de sa patte et, gardant la tête de côté, la grattait vigoureusement avec ses griffes puis, la maintenant toujours sous sa patte, la martelait du bec avant de l'avaler.

Diaphorophyia castanea

Cette espèce est elle aussi liée aux feuillages. Si elle exploite la totalité des houppiers des arbrisseaux et des arbustes du sous-bois, elle se localise essentiellement dans les extrémités ou les quarts distaux des branches des arbres. Elle affectionne également les larges nappes de lianes feuillues qui s'étalent à la périphérie des couronnes ou qui pendent dans les trouées des frondaisons et dans les jeunes chablis. Dans les vieilles formations secondaires où on la rencontre, elle fréquente principale-

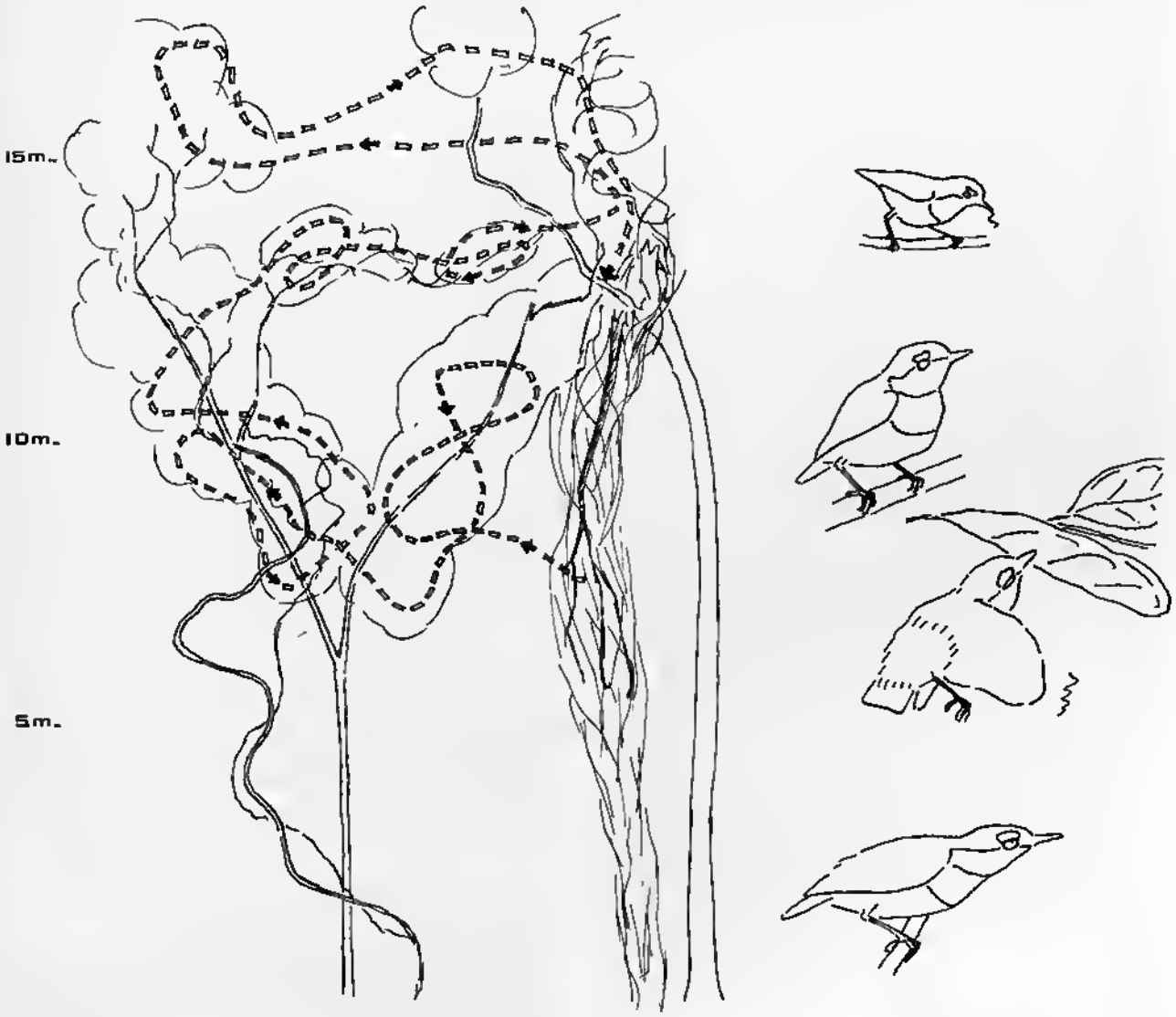


FIG. 47. — Chasse de *Diaphorophyia castenea* : postures et exemple de trajet typiquement parcouru dans les feuillages.

Source : MNHN, Paris

ment les parasoliers et les arbustes qui dominent les strates basses très denses du sous-bois.

Dans les feuillages clairs, l'oiseau circule par petits bonds entre les rameaux, progressant le plus frèquemment de bas en haut, tout en prospectant activement de droite et de gauche. Il se tient essentiellement dans les extrèmitès des branches, sur des perchoirs de faible diamètre, souvent même flexibles. De là, il scrute la vègètation par d'incessants mouvements latèraux saccadès de la tête, voire des pivotements du corps, adoptant des attitudes dressèes ou horizontales (fig. 47). Il est aussi remarquable combien il se tient dans l'ombre au voisinage des feuillages bien èclairés, ce qui manifestement lui permet une meilleure vision des insectes qui vont et viennent autour des feuilles. Il repère ainsi des proies posées sur (ou plutôt sous) les feuilles, ou qui y arrivent ou qui volètent tout près d'elles. Il effectue alors un bond, le plus souvent ascendant (entre 30 et 60°), parfois même quasi vertical, à l'occasion horizontal ou plongeant mais alors suivi d'une vive remontée. La proie est saisie soit directement au passage, dans un mouvement sur l'aile ou dans une virevolte ou pirouette, soit au cours d'un court vol papillonnant sur place, cas le plus frèquent (fig. 47). La capture des proies sur les feuilles, directement depuis le perchoir, est relativement rare. Elle est ordinairement le fait de jeunes inexpèrimentès et encore nourris par les parents. Il lui arrive de temps à autre de poursuivre, dans une chute libre très sinueuse, un insecte qui lui a èchappè mais il nous a plutôt toujours paru rèpugner à forcer ainsi des proies qu'il avait manquèes. L'oiseau se tenant toujours très près des feuilles, ses actions de chasse, comme d'ailleurs ses incessants changements de perchoir, s'effectuent à très courte distance (entre 0,3 et 1 m, rarement jusqu'à 1,5 m), sauf bien sûr lorsqu'il passe d'un vègètal à l'autre. À propos des essences à feuillages clairs, on notera l'attrait des *Scorodophloeus zenkeri*, Cèsalpiniacées, et des *Pentaclethra eetveldeana*, Mimosacées. Ces essences sont certes relativement communes mais il est significatif de voir *castanea* (et beaucoup d'autres insectivores d'ailleurs) prospecter systèmatiquement les feuillages de ces arbres et s'y attarder bien plus longtemps que dans les autres.

Dans les feuillages denses, il procède aussi de la même façon que ci-dessus. Toutefois, on le voit très frèquemment se livrer à de courts vols sinueux entre les touffes de feuilles, qu'il frôle au passage tout en faisant vibrer ses ailes, provoquant ainsi des froufrous ou des vrombissements qui ne portent toutefois pas très loin. C'est ainsi qu'une oreille exercée perçoit ces bruits et dètecte la prèsence de l'espèce dans les branchages lorsque la forêt est silencieuse. À la suite de ses dèplacements, l'oiseau se place alors en contrebas, mais toujours à courte distance, des zones ainsi perturbées et y guette les proies susceptibles d'y avoir été dèrangées. Il lui arrive d'ailleurs très frèquemment d'en dèloger au cours de ses vols et de les capturer sur l'aile dans une brusque pirouette. Mentionnons aussi que ces vols sont nettement plus vrombissants lorsque les feuillages sont mouillès. Manifestement l'oiseau n'aime pas l'eau (sauf pour sa toilette). Il est symptomatique de le voir, après les pluies, chasser beaucoup plus dans l'intèrieur des branchages ou seulement sur la pèriphèrie des feuillages, toujours par courts vols sur place et s'èbrouer continuellement tout en èmettant des grognements agacès. Il importe ici de prèciser que ces vols vrombissants n'ont rien de commun avec les dèmonstrations aèriennes, riches en violents claquements d'ailes rythmiques et accompagnèes de vocalisations bruyantes, qui sont effectuèes lors des conflits territoriaux, très fréquents dans les observations de rondes plurispècifiques en raison de la petitesse relative des territoires de *castanea* (Erard, à paraître).

La fig. 47 illustre la modalitè de prospection des feuillages par l'espèce (observation du 14.1.1975, 8 h 38-9 h 08). On notera le circuit systèmatiquement localisè dans les rameaux pèriphèriques, notamment sur les pourtours des trouées et les ponts de lianes feuillues. On remarquera ègalement la grande amplitude verticale du dèplacement, par rapport à celle dans la dimension horizontale. Ceci est plus particuliérement vrai lorsque l'oiseau (ou le groupe familial) chasse seul car, dans les rondes, la distance planimètrique parcourue est beaucoup plus importante à temps ègal.

Nous discuterons plus loin les relations agonistiques entre cette espèce et les autres *Diaphorophyia*. Nous avons dèjà mentionnè plus haut une observation de dispute alimentaire à propos de *Myioparus griseigularis*. Nous signalerons ici avoir observè une femelle *castanea* houspillant violemment une femelle (ou immature) *Trochocercus nitens* qui quittait les denses enchevêtrements de tiges de lianes, sa localisation habituelle, pour explorer les feuillages pèriphèriques où chassait la femelle *castanea*. De même, nous avons vu un mâle repousser une femelle *Terpsiphone batesi* qui circulait dans les feuillages, dès qu'elle voulait s'avancer dans les extrèmitès des branches que prospectait le *castanea*.

Diaphorophyia tonsa

Localisè dans les niveaux supèrieurs de l'ètagement forestier, cet oiseau exploite lui aussi, comme *castanea*, les feuillages. À la diffèrence du prècédent, il ne se cantonne pas essentiellement dans la

Source : MNHN, Paris

prospection de la partie périphérique des couronnes.

Dans les émergents, il se tient principalement dans le tiers médian des branches latérales où on le voit sautiller sur les tiges, même les plus grosses, dans des postures dressées ou horizontales tout á fait comparables á celles de *castanea*. Il s'avance aussi bien sûr dans la partie distale des branches mais toutefois jamais — du moins en sautillant — jusqu'au bout des fins rameaux. D'une maniére générale, il paraît éviter les perchoirs trop flexibles. Oiseau trés mobile, il circule activement dans l'intérieur des houppiers par bonds allongés : fréquents changements de perchoirs á des distances de plusieurs métres, effectués en vol rapide, vibrant et direct. Souvent d'ailleurs au cours de ses vols, il passe dans les touffes de feuillages en vrombissant et, dans une rapide pirouette capture des insectes ainsi délogés. La chasse proprement dite se fait depuis un perchoir, par un vol á 2-3 m de lá, parfois jusqu'á 5 m, pour saisir sur l'aile une proie mobile autour des feuilles ou posée sur un limbe. Le vol sur place prononcé est beaucoup moins fréquent que chez *castanea*. Se tenant á plus grande distance des feuillages que son congénére, *tonsa* vole beaucoup plus horizontalement (vols tendus ou légérement obliques, faisant au plus un angle de 30-40° au-dessus de l'horizontale). La fig. 48 A illustre la modalité de déplacement de l'espéce dans les couronnes des émergents. On remarquera la grande mobilité par rapport á *castanea*.

Dans les arbres de la voûte, dont les frondaisons contiguës forment une nappe d'autant plus continue que les lianes y sont abondantes et luxuriantes, *tonsa* fréquente davantage les feuillages denses, surtout ceux des tiers distaux des branches et ceux des grands rideaux de lianes qui pendent le long des troncs et des branches des émergents. Sa chasse y ressemble alors beaucoup á celle de *castanea* bien que ses distances de vol demeurent plus grandes ; il est rare de le voir effectuer des bonds de moins de deux métres. Depuis un perchoir dégagé, dans une attitude dressée (fig. 48 B) il inspecte les feuillages oú il s'élance pour capturer des proies qui circulent dans les espaces libres entre les touffes de feuilles ou posées sur ces derniéres. Ses angles de vol sont alors plus variables que dans les couronnes spacieuses des émergents, bien qu'essentiellement horizontaux ou faiblement inclinés, ses déplacements peuvent être trés ascendants ou plongeants, et les vols sur place plus fréquents.

Manifestement l'oiseau apparaît dans l'ensemble plus mobile que *castanea* et, surtout, capture davantage de proies mobiles dans les feuillages ; mais on ne peut que constater la grande analogie entre les deux espéces quant á leur localisation horizontale et leur mode de chasse. Toutefois l'analogie n'est pas compléte, une certaine séparation existe au niveau de la voûte où *castanea*, qui n'en fréquente que le bas, est trés nettement confiné aux feuillages terminaux alors que *tonsa* est plus dans l'intérieur des branches. Ceci est particuliérement net quand les deux espéces chassent non loin l'une de l'autre. Remarquons toutefois que ces différences ne suffisent pas á les isoler puisque, comme nous le verrons plus loin, il existe de nombreux indices d'une exclusion territoriale mutuelle dans l'étagement forestier.

Diaphorophyia blissetti chalybea

Nous avons insisté sur sa localisation dans les couches les plus basses et les plus serrées de la végétation des formations secondaires et des quelques îles du fleuve qu'il habite. Il y prospecte les feuillages des pousses, des jeunes arbrisseaux, des fouillis les plus denses des ligneux lianescents et des herbes á grosses feuilles comme les Marantacées et surtout les *Aframomum*. On le voit aussi circuler sur les troncs et grosses tiges mortes, en décomposition, couchés au sol au milieu de broussailles inextricables. Il fréquente également les tas de branchages abattus, oú se sont accumulés des amas de feuilles desséchées. Cette présence de nombreux feuillages morts (secs, non pourris) est á signaler car l'oiseau montre un réel attrait pour les zones où se trouve une telle végétation : entre les touffes des Marantacées, dans les parties basses des larges nappes de lianes dont les innombrables tiges fines se mêlent en d'épais fourrés, ou encore dans les vieux peuplements continus et serrés d'*Aframomum* qui se dessèchent sur pied. D'une maniére générale, cet oiseau habite les endroits les plus denses, les plus encombrés donc les plus difficilement pénétrables par l'observateur, dans les derniers stades culturaux et les premiers de la reconstitution forestiére ; ailleurs on ne le rencontre guére que dans les grandes zones de chablis récents. Il se situe donc dans des stades d'évolution végétale relativement éphéméres, ce qui explique la grande instabilité de son peuplement.

Dans cette végétation dense et basse, il progresse comme les autres *Diaphorophyia* par bonds successifs, de perchoir en perchoir, surtout sur des supports relativement fins et obliques. Sa progression est entrecoupée de pauses au cours desquelles il inspecte la végétation avoisinante, dans une attitude horizontale ou dressée (fig. 48 C), accompagnée de brusques et rapides mouvements latéraux de la tête et de pivotements saccadés du corps. Parfois il s'élance d'un vol vibrant et circule en tous sens, à travers la végétation serrée, notamment dans les fouillis de lianes mortes oú s'amoncellent

Source : MNHN, Paris

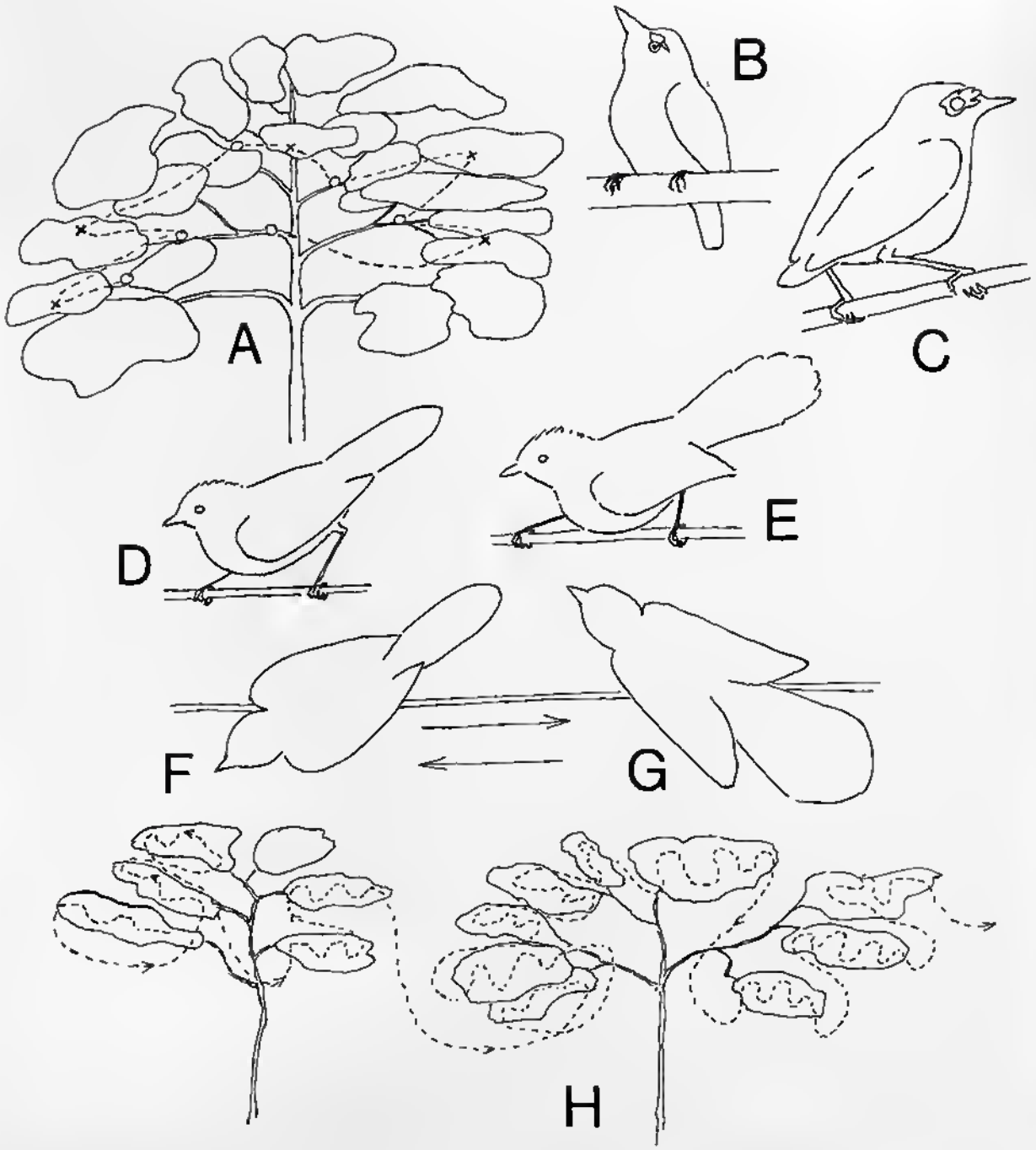


FIG. 48. — A : séquence de chasse de *Diaphorophyia tonsa* (postes d'affût désignés par des cercles, itinéraire par des tirets, captures de proie par des croix) ; B . posture de chasse de cette espèce. C : posture de chasse de *D. blassetti chalybea*. D-G : postures de chasse de *Erythrocercus mccalli* (voir texte). H . mode de prospection des feuillages par *E. mccalli*.

des paquets de feuilles desséchées, puis se place à l'affût en contrebas de la petite surface (ou plutôt du volume) ainsi perturbée. Les proies sont capturées, comme chez les autres *Diaphorophyia*, à la suite d'un bond où l'oiseau volète sur une courte distance (quelques décimètres, rarement plus d'un mètre), happant généralement la proie au passage, parfois au cours d'un bref vol sur place. L'oiseau est tout aussi apte à effectuer des montées en chandelle que des plongées ou des vols tendus. Sur les troncs et les grosses tiges horizontaux, il se déplace trés fréquemment par de petits sauts rapides

Source : MNHN, Paris

comme un Moineau et happe en claquant du bec, des proies qui circulent sur la surface des tas de feuilles mortes ou volent dans les espaces libres. Dans les *Aframomum* et sur les rameaux feuillus des pousses et des arbrisseaux, il sautille latéralement et va même jusqu'á capturer des proies sur les feuilles sans quitter son perchoir, en se dressant trés haut sur ses pattes et en s'allongeant au maximum. Dans les ligneux á feuillage clair, son mode de chasse est tout à fait comparable á celui de *castanea*, bien qu'il y montre toujours cette préférence pour des perchoirs obliques et une plus nette tendance á happer ses proies en vol, notamment lorsqu'il accompagne des rondes d'insectivores.

Diaphorophyia concreta

Oiseau des strates inférieures de la forêt primaire, il montre une nette propension à fréquenter les zones riches en pousses serrées, herbacées (notamment les Marantacées) et ligneuse (particulièrement les végétaux frutescents á larges feuilles verticillées), qui tracent de véritables dédales dans le sous-bois et correspondent aux ruptures de la voûte et aux projections de la périphérie des couronnes des arbres dominants. Il s'intéresse aussi aux denses lacis des tiges de lianes qui constituent de larges rideaux en bordure des chablis, mais comme nous l'avons déjá signalé plus haut, il demeure á leur périphérie, côté forêt : l'oiseau ne s'avance pas dans les trouées bien éclairées, il reste dans les zones bien ombragées.

Son mode de recherche de la nourriture est fort réminescent de celui de *D. chalybea*. Il prospecte ainsi les formations denses de Marantacées, plus particuliérement attiré par les plantes oú se sont accumulés ou pendent des paquets de feuilles mortes qui constituent des voûtes sous lesquelles il circule en sautillant sur les tiges, dans des attitudes semblables á celles de *chalybea*, tout en inspectant attentivement les alentours immédiats. Les proies sont capturées posées soit directement depuis le perchoir (qui, dans les formations herbacées, est souvent oblique) par picorage en extension sous les feuilles, soit á moins d'un métre de distance, á l'issue d'un bond effectué ailes entrouvertes ou en voletant, bond parfois terminé par un bref vol sur place. Ces actions de chasse sont toujours, ou peu s'en faut, dirigées vers le haut, selon des angles compris entre 40 et 80° au-dessus de l'horizontale.

Dans les arbrisseaux oú, trés mobile, il va de l'un á l'autre dans un vol direct et rapide, il fouille les feuillages des tiers distaux des branches. Il sautille comme une Mésange, se dresse ou s'étire sur ses pattes pour piquer du bec de-ci de-lá sur les feuilles ou, plus souvent, volète contre celles-ci, y cueillant au passage une proie posée, parfois même y papillonne un instant sur place comme un Roitelet. Dans les arbustes et les arbres, il se comporte de la même façon mais effectue aussi des vols vrombissants, horizontaux, á travers les feuillages, au cours desquels il capture parfois sur l'aile un insecte dérangé. Cependant, dans la plupart des cas aprés une série de telles manœuvres, il refait le trajet en sens inverse mais, cette fois, en sautillant sur les tiges principales des rameaux feuillus et sans toutefois y virevolter en tous sens comme le font par exemple les *Dryoscopus* ou les *Phyllastrephus*. Il sautille également de maniére méthodique ou volète autour des amas de feuillages desséchés, sans cependant y pénétrer en force. Il s'intéresse aussi aux entrelacs peu serrés de fines lianes mortes, encombrées de végétaux en décomposition, y circulant par petits sauts.

Nous parlerons plus loin de ses rapports avec les autres *Diaphorophyia*, notamment avec *castanea*. Nous mentionnerons cependant ici avoir observé à la mi-juin, à l'amorce de la grande saison séche, quand l'oiseau monte davantage dans les arbustes et arbres su sous-bois, des manifestations agressives, lors de la chasse, à l'égard d'autres espéces. D'une part, ce fut un mâle observé harcelant á plusieurs reprises une femelle *Smithornis rufolateralis*, Eurylaimidé, qui chassait comme lui, dans des rameaux feuillus á 12 m de hauteur. Une autre fois, ce fut une femelle qui houspilla de manière répétée une femelle *Cyanomitra olivacea*, Nectariniidé, qui voletait dans les feuillages á la maniére des *Diaphorophyia*.

Erythrocercus mccalli

Oiseau des niveaux supérieurs de la forêt, il est le fouilleur des feuillages par excellence. D'une mobilité extrême, il parcourt les houppiers et les ponts de lianes feuillues avec une activité fébrile. Il ne nous a pas paru montrer de préférence particulière dans le type de végétation recherchée lors de la chasse, sauf peut-être une certaine attirance pour les Césalpiniacées et Mimosacées déjá évoquées pour d'autres espéces : *Scorodophloeus zenkeri* et *Pentaclethra eetveldeana*. Quand il rencontre ces essences, relativement communes dans notre zone d'étude, il s'y attarde manifestement plus longtemps que dans les feuillages des autres arbres.

Erythrocercus ne recherche sa nourriture que dans les rameaux feuillus. Jamais nous ne l'avons observé — et, á notre connaissance, le fait n'a d'ailleurs pas été mentionné — chassant á l'affût dans les espaces libres comme un vrai gobemouche. Il se tient donc toujours dans le tiers distal des branches, c'est-á-dire dans les parties des végétaux les plus feuillues. Il y circule sur les plus

Source : MNHN, Paris

fines ramifications toujours tout prés des feuilles, au-dessus ou au-dessous. Il se déplace sur les tigelles, s'avançant le plus loin possible vers l'extrémité des rameaux, n'hésitant pas á sautiller de pétiole en pétiole. Sa progression s'effectue toujours de l'intérieur vers l'extérieur de la branche, d'oú un trajet trés sinueux dans les feuillages d'une même branche et entre les branches d'un même arbre. La figure 48 H illustre, de maniére schématique, le mode de prospection des feuillages des couronnes de deux arbres contigus. Les passages d'une branche á l'autre ou d'un houppier á l'autre se font toujours d'un vol trés papillonnant, plongeant en feuille morte au départ.

La technique de chasse ressemble beaucoup á celle d'*Elminia longicauda*, comme l'a déjá souligné Bannerman (1936) mais sans associer ce comportement á une modalité de recherche de nourriture.

L'oiseau se met dans une position horizontale, en fait trés souvent oblique, penchant vers l'avant, de maniére á relever l'arriére-train et les rectrices (cf. fig. 48 D). Si les feuillages sont trés clairs, il se contente d'y progresser rapidement comme une fauvette, en pivotant toutefois sans cesse d'un côté á l'autre. Si les feuillages sont plus serrés, cas le plus courant, il adopte une posture plus nettement penchée vers l'avant et déploie les plumes caudales, en même temps qu'il décolle légérement les ailes (fig. 48 E). Il progresse ainsi en pivotant latéralement tout en ouvrant et refermant rapidement les rectrices et les rémiges (fig. 48, F et G). Il lui arrive trés souvent de prospecter les feuillages en maintenant les rectrices constamment déployées et en accentuant le balayage par des tortillements de croupion dus au fait que, tout en pivotant, il bascule en alternance d'un côté á l'autre. En aucun cas, les rectrices ne sont aussi largement étalées que chez les autres Monarchinés, elles restent toujours dans l'axe général du corps : plus l'oiseau veut les relever, plus il doit se pencher en avant. Ces ouvertures d'ailes et de queue correspondent à chaque fois á un saut en avant et mettent ainsi en évidence les rectrices roux vif, d'autant plus «brillantes» que l'oiseau circule beaucoup dans les rameaux feuillus les plus ensoleillés. Les proies ainsi délogées sont soit directement saisies du bec, soit happées dans une brusque virevolte ou une pirouette, voire une poursuite dans une chute en feuille morte trés spiralée, parfois même au cours d'un bref vol sur place. Il semblerait capturer davantage de proies posées que volantes, malheureusement l'observation n'est pas aisée en raison de la petitesse des insectes consommés et de la hauteur á laquelle circule ce minuscule oiseau. Nous reviendrons ultérieurement sur le signal que constitue le déploiement des rectrices dans le maintien de la cohésion du groupe.

Elminia longicauda

À l'instar du précédent, cet oiseau fouille activement les feuillages. Trés mobile, il parcourt inlassablement les houppiers des arbres et des arbrisseaux, se tenant toujours dans les tiers distaux des branches, dans les parties les plus feuillues. On le voit également circuler dans les buissons, les haies et même chasser prés du sol oú nous ne l'avons cependant jamais observé se posant, bien que le fait ait été signalé (cf. Bannerman 1936). Comme *Erythrocercus mccalli*, il prospecte les branchages de l'intérieur vers l'extérieur, cependant il ne procéde pas á une visite aussi systématique des rameaux, de sorte que si ses trajets sont sinueux, l'itinéraire suivi ne reléve pas du ratissage. Ceci tient á ce que cet oiseau capture beaucoup de proies volantes, bien qu'il sache fort bien happer dans un crochet sur l'aile ou même, exceptionnellement, en papillonnant sur place, un insecte posé sur ou sous une feuille.

Comme nous l'avons déjá souligné plus haut, le mode de chasse ressemble beaucoup á celui d'*E. mccalli*. Les postures d'*Elminia* sont connues de longue date mais, bien que les descriptions qui en ont été faites laissent á penser qu'implicitement leur auteur entendait bien qu'il s'agissait lá d'un comportement de chasse (voir entre autres la description de Lowe *in* Bannerman 1936), la relation entre ces attitudes et la recherche de nourriture n'a été établie que récemment. C'est ainsi que J. P. et C. L. Hubbard (1970) ont décrit, avec des croquis suggestifs, la maniére dont cet oiseau déloge ses proies en Ouganda ; manifestement les notes de Brosset (1969 : 58) leur ont échappé.

Le mode de chasse le plus fréquent, on pourrait presque dire de régle, consiste á circuler activement dans les feuillages, plus au-dessous qu'au dessus des feuilles, par de petits sauts. L'oiseau se tient alors dans la posture 1 de la fig. 49 oú les rectrices sont maintenues fermées et les ailes légérement décollées du corps. Avant de procéder á un bond en avant, il déploie les rectrices en éventail tandis qu'il tient ses ailes pendantes et entrouvertes (fig. 49, 2), voire même prend une attitude plus oblique, dans laquelle les plumes sont nettement plus étalées et les ailes arquées (fig. 49, 3 ou 4). Avant de s'engager plus avant dans les feuillages, entre les tiges et les pétioles et restant pratiquement sur place, il pivote vivement de droite á gauche (fig. 49, A et B). Ce comportement correspond á celui décrit par les Hubbard bien que leurs illustrations montrent les rectrices dans l'axe du corps, alors que nous les avons toujours observées relevées, même quand le corps est tenu horizontalement. L'oiseau effectue ainsi, une série de sautillements dans la posture B

Source : MNHN, Paris

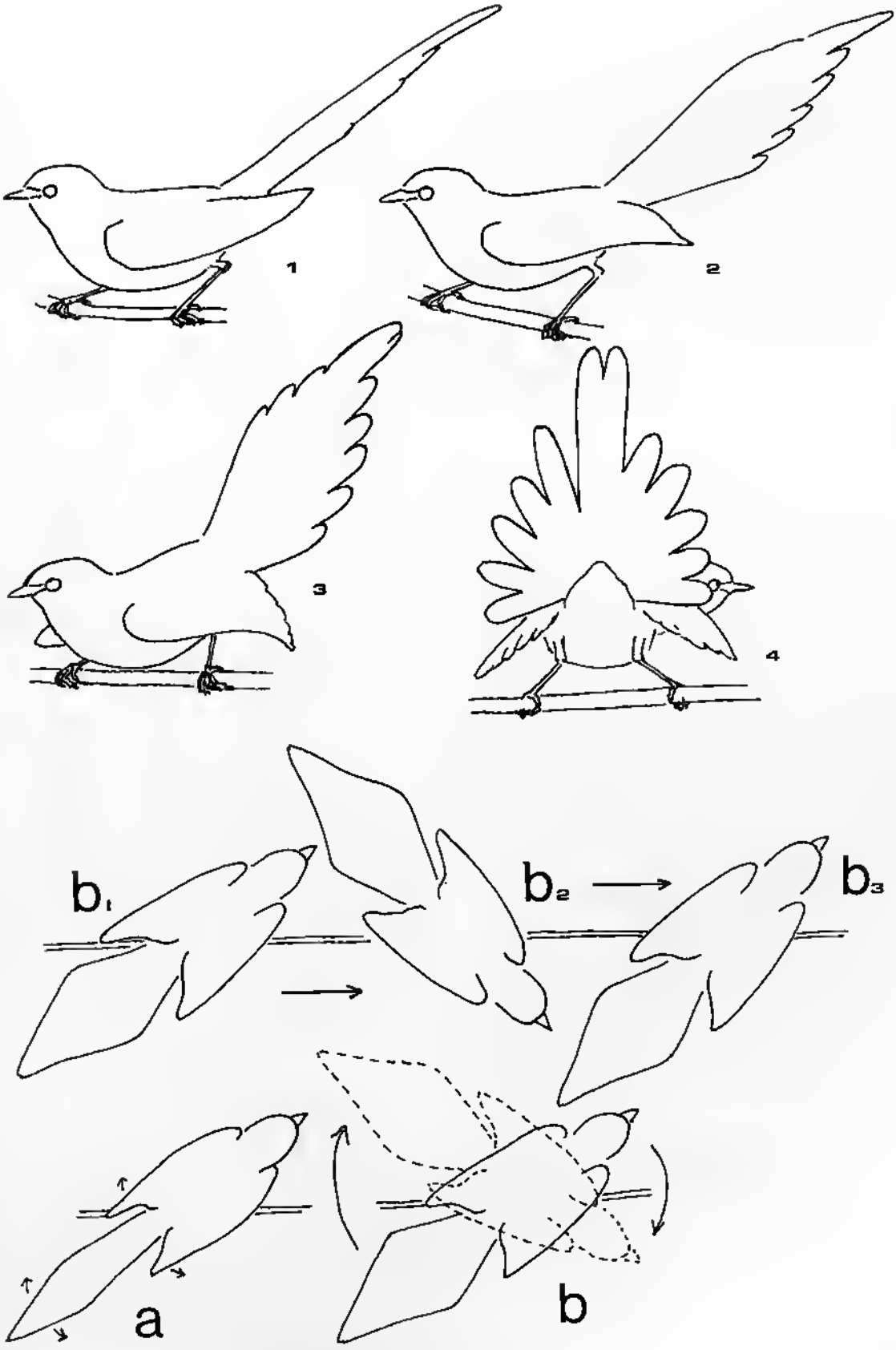


FIG. 49. — Comportement de chasse d'*Elmnia longicauda* (voir texte).

Source : MNHN, Paris

tout en se tournant de droite et de gauche (fig. 49, B_1, B_2, B_3), puis recommence une autre séquence analogue à la précédente. Comme l'a souligné Brosset, ces mouvements latéraux du corps, rectrices relevées, lui permettent de fouetter les feuillages au passage et de déloger ainsi des insectes qui partent en oblique et que l'oiseau capture prestement dans un bond plongeant, un brusque retournement ou une pirouette, voire une poursuite dans une descente papillonnante spiralée.

Les observations à courte distance montrent l'efficacité de ce mode de chasse. L'oiseau s'avance sous les feuilles, en les prenant en longueur depuis leur partie basale, de sorte que la tête est déjà bien engagée sous le limbe lorsque les rectrices relevées et déployées le touchent. Ainsi poussés par les plumes, les insectes partent en oblique devant l'oiseau.

En plusieurs occasions, surtout dans les Mimosacées, nous avons vu *Elminia* se tenir sur des petites branchettes bien dégagées, à une cinquantaine de cm sous les feuillages, dans la posture 1 de la fig. 49 et aller, en virevoltant, capturer des insectes volant autour des feuilles et revenir parfois sur son perchoir de départ. Nous avons observé un individu — qui nourrissait des jeunes au nid — chassant, depuis un morceau de tôle ondulée fiché en terre, les minuscules insectes qui tournaient au-dessus du sol fangeux d'un corral. L'oiseau se comportait comme un vrai gobe-mouche, bien que sa posture d'affût fut horizontale et son vol très sineux et papillonnant. Bien que chassant à l'air libre, cet individu déployait régulièrement les rectrices.

Trochocercus nigromitratus

Hôte du sous-bois dense de la forêt de terre ferme des îles du fleuve, son observation est fort malaisée, d'autant qu'il se tient très souvent bien en-dessous de la hauteur d'homme et qu'il est particulièrement mobile, donc très difficile à suivre. On le rencontre dans les mêmes zones que *Diaphorophyia concreta* ou, sur les îles, que *D. chalybea*. Il affectionne les « couloirs » de pousses serrées et les formations herbacées à larges feuilles, les fouillis de branchages abattus, les épais entrelacs de lianes feuillues ou les denses chevelus de racines. Il va ainsi d'une zone à végétation serrée à une autre en circulant rapidement dans les feuillages des jeunes pousses ligneuses et des petits arbrisseaux du sous-bois. Il évite cependant les chablis récents, trop éclairés. Sa fréquentation des zones très difficilement pénétrables et très ombreuses, sa coloration sombre ainsi que la relative rareté de ses vocalisations en font l'une des espèces les plus discrètes de la grande forêt et sa présence passerait fort inaperçue s'il ne se prenait pas aisément dans les filets japonais (cf. aussi Zimmerman 1972).

Son mode de chasse ressemble à celui d'*Elminia* bien que les rectrices ne soient que rarement aussi largement déployées ni les ailes tombantes. Lorsqu'il circule dans les feuillages des pousses basses et entre les tiges, ou plutôt les pétioles, des herbacées, il progresse en étalant les rectrices relevées avant chaque bond (cf. fig. 50, 1 et 2) et avance tout en pivotant de droite et de gauche, en tortillant aussi du croupion de manière à fouetter la végétation. Les proies ainsi délogées sont happées dans une courte pirouette ou un saut rapide accompagné d'un brusque renversement. Il n'hésite pas non plus à sautiller au sol sous les végétaux encombrés de feuilles mortes ou de débris à demi décomposés pour chasser ou simplement pour passer d'une touffe basse à une autre. Dans les rideaux de lianes, il se tient dans les feuillages, beaucoup plus qu'entre les tiges et il y progresse en ouvrant et refermant rapidement les rectrices tout en étalant à demi les ailes vers le bas. Son mode de chasse y est alors très semblable à celui d'*Elminia*, tout comme lorsqu'il exploite les rameaux feuillus des petits arbrisseaux où il se tourne très régulièrement de droite et de gauche et capture dans une plongée virevoltante les insectes délogés.

Nous remarquerons toutefois que *nigromitratus* peut aussi chasser en ouvrant à peine les rectrices mais en les agitant cependant vivement d'un côté à l'autre tout en les maintenant relevées au-dessus de l'axe du corps. Sa progression ressemble alors beaucoup plus à celle d'une fauvette ou d'un Accenteur mouchet *Prunella modularis*.

Nous insisterons ici sur le fait que chaque fois que *nigromitratus* a été observé qui s'aventurait dans les rideaux de lianes en présence de *T. nitens*, ce dernier, que ce soit un mâle ou une femelle ou même un immature, l'a repoussé avec véhémence en-dehors de ces denses fouillis végétaux et, notamment, le contraignait à s'échapper vers le sol.

Trochocercus nitens

Nous avons déjà insisté sur le fait que cet oiseau est inféodé aux rideaux de lianes. Il est en effet inutile, dans la grande forêt, de le chercher là où ne s'étalent pas de grandes nappes de lianes : enchevêtrements serrés de fines tiges qui constituent d'épais matelas (inextricables et riches en amas de feuilles mortes et de tiges en décomposition), qui sont feuillues dans leur partie supérieure et qui serpentent ainsi dans les diverses strates végétales, du sol jusqu'à la voûte. Dans les milieux secondaires qu'elle habite, l'espèce se montre dans les zones où

Source : MNHN, Paris

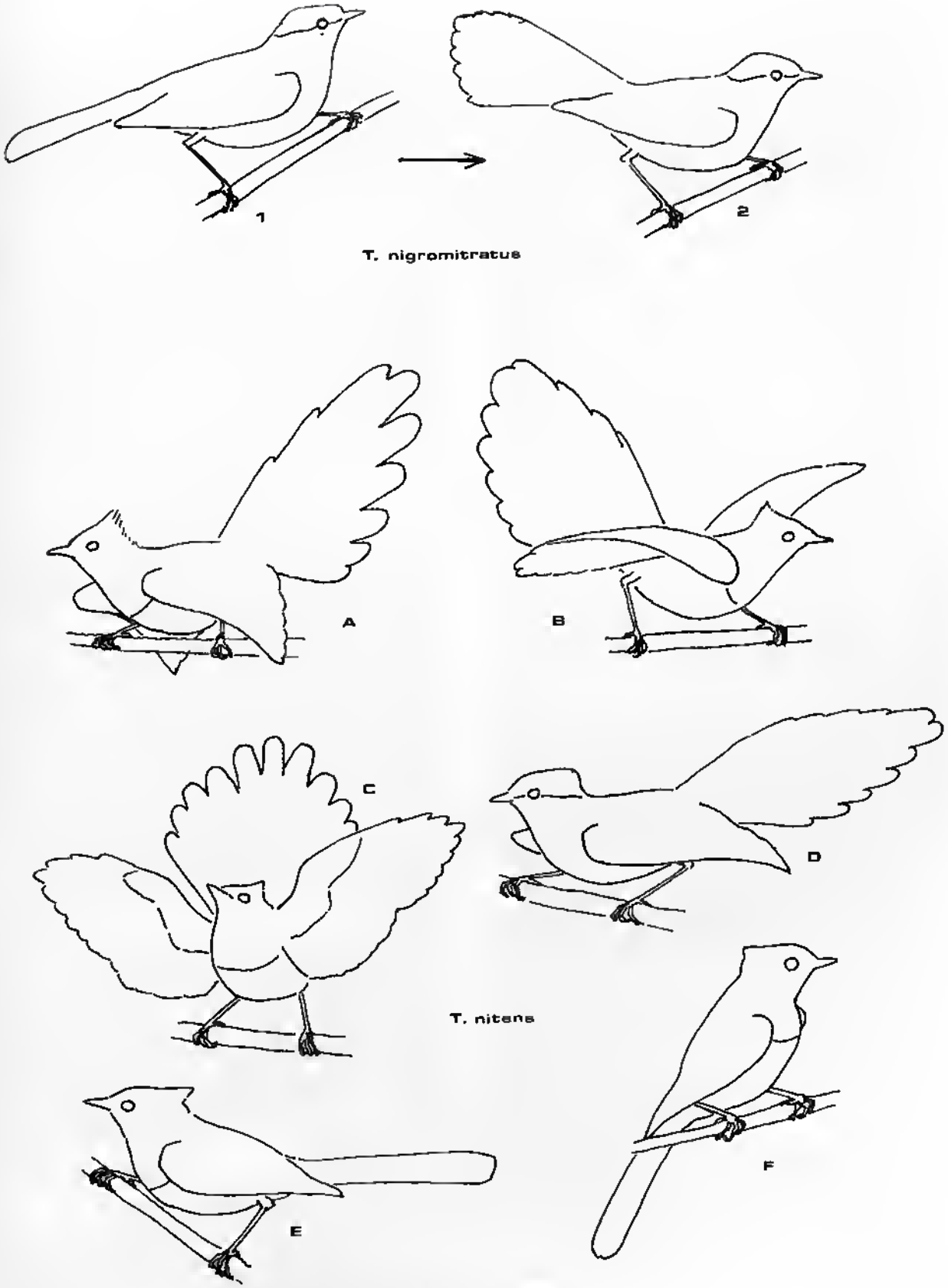


FIG. 50 — Comportement de chasse de *Trochocercus nigromitratus* et de *T. nitens* (voir texte).

Source : MNHN, Paris

la végétation est la plus serrée et riche en lianes.

C'est dans ces denses entrelacs de tiges de lianes que *T. nitens* recherche sa nourriture, circulant aussi sous les feuillages épais, entre les pétioles et les tigelles, restant toujours dans l'ombre. Il circule sans cesse, en maintenant les rectrices largement déployées et relevées au-dessus de l'axe du corps, tandis que les ailes sont á demi-ouvertes et arquées vers le bas (fig. 50 A). L'oiseau, tout en progressant, bascule d'un côté á l'autre et pivote aussi de droite et de gauche. Ces mouvements agitent la végétation et délogent les insectes qui sont alors capturés directement sur les tiges ou sous les feuilles ou, le plus fréquemment, sont happés au cours d'un bond plongeant ou d'un cours crochet sur l'aile, voire dans une bréve poursuite papillonnante ou dans une chute en feuille morte, terminée par une brusque pirouette. Trés souvent, avant d'entrer dans une végétation particuliérement dense, par exemple avant de se faufiler entre des amas de feuilles mortes, l'oiseau étale les ailes á l'horizontale (fig. 50 B), voire même les redresse toutes grandes déployées (fig. 50 C). On notera que si la technique de chasse ressemble beaucoup á celle d'*Elminia*, les ailes y sont toutefois beaucoup plus largement déployées et, surtout, que la posture est constamment maintenue : on n'observe pas les ouvertures et fermetures répétées de l'éventail des rectrices ou de celui des rémiges. Ces différences sont vraisemblablement dues au fait que *nitens* prospecte des végétaux á structure beaucoup plus serrée que ceux fréquentés par *Elminia*. Dés leur sortie du nid, les jeunes suivent les parents en étalant les plumes de la queue et en maintenant les ailes entrouvertes. Rapidement, bien qu'étant toujours nourris par les adultes, ils imitent les actions de chasse de ceux-ci, dans une posture qui rappelle beaucoup celle d'*Elminia* (fig. 50 D).

Dans les discontinuités des ponts de lianes, *T. nitens* pénétre alors dans les feuillages denses des arbres et des arbustes, ou, dans le secondaire, des arbrisseaux. Il y circule alors dans la même posture que dans les lianes mais montre une nette tendance á progresser sous les feuilles, á contre sens de leur disposition : il avance de l'extrémité vers la base des branches. Il préfére aussi circuler de bas en haut dans les branches latérales, tout comme il prospecte les entrelacs de lianes serrées qui pendent le long des troncs ou sous les voûtes de feuillages.

Hors des lianes, il lui arrive parfois (en fait nous ne l'avons observé qu'en 5 occasions) de chasser comme un *Terpsiphone*. L'oiseau se tient alors sur une branchette dégagée, oblique et trés prés des feuillages, dans une posture horizontale (fig. 50, D et E) ou dressée (fig. 50 F). Il capture alors dans un court vol ascendant (40° au-dessus de l'horizontale et á moins de 2 m du perchoir) des insectes dérangés par d'autres prospecteurs de feuillage (*Anthreptes* et *Phyllastrephus*) ou se livre á des déplacements onduleux sous les feuilles, frôlant celles-ci au passage et happant dans une pirouette les proies délogées. En une occasion, l'oiseau a été vu faire du vol sur place pour saisir un insecte posé sous une feuille.

Nous n'avons guére observé cette espéce montrant une quelconque agressivité envers d'autres lors de la chasse : en une occasion, nous avons observé un mâle *nitens* qui effectuait des vols d'intimidation contre un mâle *T. batesi* chaque fois que celui-ci pénétrait dans les feuillages d'un pont de lianes en déployant les rectrices et entrouvrant rapidement les ailes. Le *batesi* cédait alors vivement la place. En revanche, nous avons vu *nitens* houspillé par *Diaphorophyia castanea* (cf. plus haut).

Terpsiphone rufiventer

Selon Bannerman (1936) qui cite Hopkinson, en Gambie, le comportement de cette espéce serait tout á fait semblable á celui de *T. viridis*.

La seule fois oú nous ayons observé cet oiseau chassant sur notre zone d'étude du plateau de M'Passa, il le faisait comme *T. batesi* qui était d'ailleurs présent á cet endroit et qui l'a houspillé. Dans une posture dressée, il circulait sans cesse d'un perchoir exposé á un autre dans les espaces libres de la végétation du haut du sous-bois et effectuait de trés longs piqués pour capturer des insectes mis sur l'aile par les participants d'une ronde. Il a également été vu parcourir les extrémités des feuillages de branches latérales dans une posture horizontale, en déployant les rectrices en éventail et en laissant tomber les pointes des ailes légérement décollées du corps puis plonger en feuille morte á la poursuite des proies ainsi débusquées.

Durant notre séjour dans la réserve de la Lopé-Okanda, nous avons pu vérifier combien son comportement de chasse est semblable, quasiment en tous points, á celui de *T. batesi*. La relation de nos observations nous aménerait á formuler les mêmes remarques que pour cette derniére espéce, remarques que nous développons *infra*, en tenant bien sûr compte du fait que nos observations de *rufiventer* n'ont été réalisées qu'en fin de grande saison séche.

Terpsiphone viridis

Cet oiseau se tient dans les feuillages, ou plus exactement dans la partie médiane des branchages des arbres, arbustes et arbrisseaux. Il se place dans

Source : MNHN, Paris

les zones claires au centre des houppiers et de lá exploite les portions les plus feuillues des couronnes. Comme nous l'ont montré les hauteurs auxquelles il chasse, il fréquente essentiellement la végétation relativement basse. Il évite cependant les parcelles trop serrées des formations ligneuses ou des hautes herbacées, il a besoin d'espaces libres. C'est pourquoi les zones cultivées oú le milieu se présente sous forme de bosquets et surtout de massifs de hauts buissons dispersés, constituent son habitat d'élection. Dans les formations secondaires plus âgées, il ne chasse pas dans les strates basses trop denses mais dans les couches moyennes, clairsemées et dans les arbres á frondaisons paraissant fermées vues de l'extérieur mais en réalité claires á l'intérieur, ou dans les peuplements de parasoliers.

Les modes de chasse peuvent être regroupés en quatre catégories, qui s'appliquent d'ailleurs également á *T. batesi*.

Le plus courant (type I) (cf. aussi Fraser 1983) consiste pour l'oiseau á se tenir dans une attitude dressée (fig. 51 A), sur un perchoir nu, horizontal ou oblique, généralement dans la partie moyenne des branches latérales. De lá, il va voleter sous les feuillages de la partie distale des branches, dans un vol ondulant : fréquemment plongeant au départ puis remontant en papillonnant, tout en frôlant au passage les feuilles á l'aide des rectrices relevées et largement déployées. Puis l'oiseau rejoint en virevoltant un autre perchoir situé en contrebas et recommence son manége, décrivant ainsi une série de sinuosités, entrecoupées de pauses, dans les branchages (type Ia). Si une proie est délogée, elle est capturée soit encore sous la feuille, dans un brusque retournement sur l'aile, soit, le plus souvent, en vol dans une rapide pirouette ou, trés fréquemment, dans un décrochement en plongée, voire une manœuvre papillonnante accompagnée d'une descente en spirale resserrée. Il est á noter qu'á plusieurs reprises nous avons remarqué que *viridis* ne poursuit pas les proies qui s'échappent dans les herbes, prés du sol, surtout si cette végétation est touffue, ceci bien qu'il chasse souvent á faible hauteur au-dessus des herbes, dans les pousses de *Solanum* ou les basses branches des *Trema* ou autres buissons.

Une variante (type Ib) de ce mode de chasse au cœur des houppiers consiste á capturer sur l'aile, depuis un poste d'affût, des proies volantes qui circulent dans les espces libres autour des touffes de feuilles ou qui viennent d'être dérangées par le passage d'autres oiseaux ou d'autres animaux. L'oiseau s'élance alors rapidement, souvent dans une brusque plongée, très raide (jusqu'á 4 ou 5 métres en contrebas), parfois dans un vol ascendant, et happe sa proie dans une virevolte. Ce mode de chasse rappelle alors celui des vrais gobe-

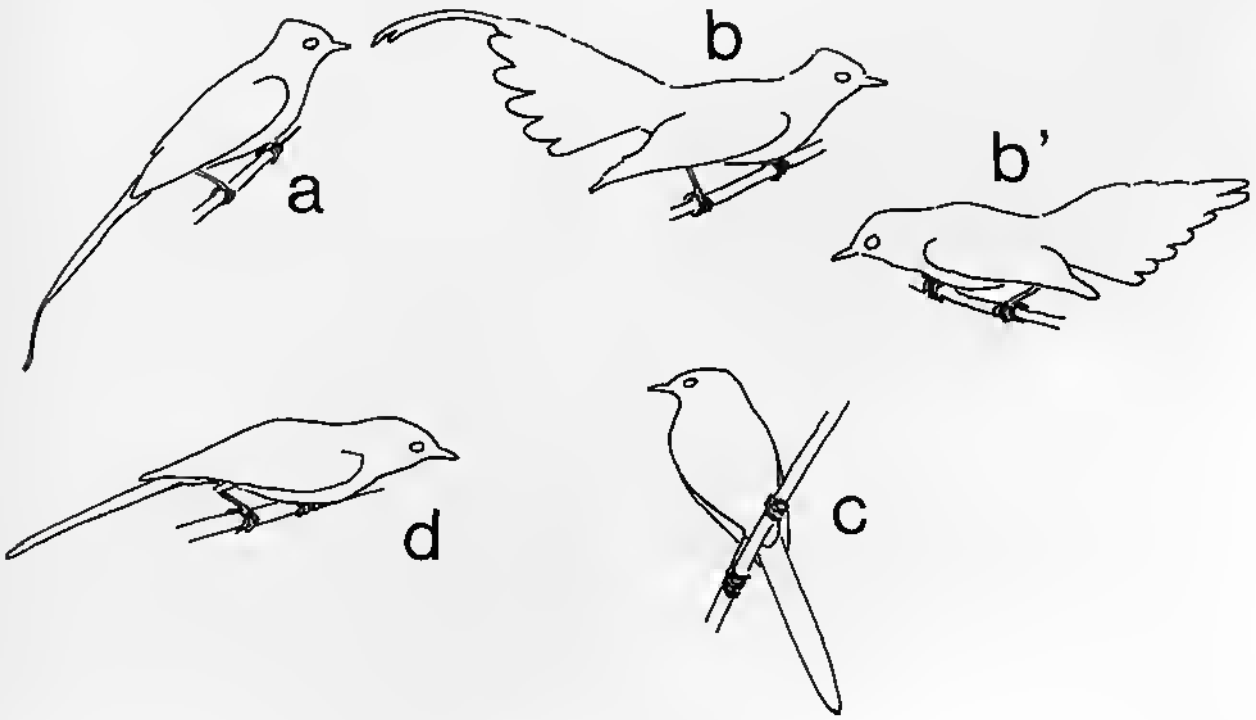


FIG. 51. — Postures de chasse des *Terpsiphone* (voir texte).

Source : MNHN, Paris

mouches mais le vol y est plus direct et surtout, l'oiseau n'hésite pas à se faufiler avec dextérité, tout en plongeant, entre les branches. De plus, il change constamment de perchoir.

Le second mode de chasse (type II) consiste á circuler dans le tiers distal des branches, le plus feuillu, en adoptant des postures rappelant fort celles des *Elminia* ou des *Trochocercus* (fig. 51, B et B'). Le corps est tenu horizontalement, les rectrices sont largement déployées et les ailes entrouvertes et légèrement tombantes. L'oiseau progresse ainsi par petits sauts, pivotant irréguliérement de droite et de gauche, tout en balayant les feuilles. Les insectes délogés sont aussitôt capturés dans une brusque plongée ou une pirouette.

Dans le troisiéme mode de chasse (type III), l'oiseau progresse par sauts, de bas en haut, selon un trajet en ligne brisée, á l'intérieur des feuillages fournis de la partie périphérique des houppiers ou des lianes pendantes. Les proies sont capturées dans un brusque retournement ou même en voletant sur place pendant un court instant.

Dans la quatriéme mode de chasse (type IV), le *Terpsiphone* décrit des courbes trés sinueuses dans les branchages, d'un vol papillonnant, ou pourrait même dire papillottant car l'oiseau paraît jouer avec la lumiére selon qu'il s'y expose ou se met á l'ombre, tout en étalant les rectrices et les rémiges. Dans ces zigs-zags de grande amplitude, il met sur l'aile des insectes qu'il capture dans de brusques crochets et des plongées louvoyantes. Souvent, á l'issue de ces vols, il se place á l'affût en contrebas des feuillages ainsi perturbés et y chasse alors selon le mode I.

Pour définir la fréquence relative de ces modes de chasse, nous anticiperons quelque peu sur la suite de notre exposé. En effet, l'utilisation de ces diverses « techniques » dépend de ce que l'oiseau accompagne ou non une ronde d'insectivores.

Nous avons noté le mode de recherche de la nourriture lors de la premiére prise de contact avec *T. viridis* selon qu'il suivait d'autres oiseaux (N = 70) ou au contraire chassait seul (N = 129) :

Proportion des types de chasse	I	II	III	IV
dans les rondes	91,4 %	4,3 %	2,9 %	1,4 %
hors rondes	77,5 %	9,3 %	1,6 %	11,6 %

Ces proportions (en regroupant les types II, III et IV pour rester dans les conditions d'emploi du χ^2), sont significativement différentes ($\chi^2 = 5{,}13$; $\nu = 1$, $\chi^2_{0{,}05} = 3{,}84$). Si l'on calcule un indice d'amplitude d'utilisation des types de chasse $HA = e^{H'}$ (avec H' = indice de diversité de Shannon), on obtient HA = 1,46 dans les rondes mais HA = 2,08 en dehors. La même tendance apparaît si l'on utilise un indice de diversité d'aprés la formule de Simpson (*in* Levins 1968) : $D = 1/\Sigma\ p_i^2$, p_i étant la proportion d'utilisation de la catégorie (i) ; D varie de 1 (un seul mode de chasse) á 4 (tous les modes de chasse dans la même proportion). Cet indice passe de 1,60 quand *viridis* chasse seul á 1,19 quand il accompagne une ronde. Manifestement, quand il est seul, *viridis* utilise de maniére plus homogéne ses divers modes de chasse, notamment ceux qui, á l'observateur, paraissent les plus compliqués et qui traduisent une recherche plus difficile et plus systématique d'une nourriture qu'il faut débusquer. Il est également symptomatique que, dans les cas où a pu être noté avec précision s'il s'agissait du type Ia plutôt que Ib (51 observations dans des rondes et 58 en dehors), l'analyse révéle 31,4 % des Ib dans les associations plurispécifiques contre 12,1 % lorsque l'oiseau est seul. La différence est statistiquement significative ($\chi^2 = 4{,}96$, $\nu = 1$). Le type Ib correspondant au mode de chasse le plus simple (oiseau sur un perchoir capturant une proie qui passe prés de lui), *T. viridis* tirerait donc, compte tenu des remarques précédentes, un avantage certain au plan alimentaire, á s'associer aux groupements de chasse des oiseaux insectivores syntopiques. Nous reviendrons plus loin sur ce point.

Nous mentionnerons encore ici que, si les proies volumineuses sont ordinairement tuées en les frappant nerveusement sur un support par des mouvements rapides et saccadés de la tête dans le plan latéral ou vertical, nous avons observé une femelle qui tenait dans sa patte une cigale, longue de 2 cm environ et la martelait du bec tout en la maintenant contre le perchoir puis, la prenant entre ses mandibules, la dilacérait en la frottant rythmiquement contre ses griffes.

Sans parler pour l'instant des relations d'agressivité qui existent entre *viridis* et *batesi*, nous ferons état de comportements qui montrent que cette espéce repousse celles qui lui paraissent, du moins á l'occasion, concurrentes au plan alimentaire. Nous avons déjá mentionné des comportements agonistiques á l'égard de *Muscicapa striata*. Nous avons observé une femelle qui houspillait violemment et poursuivait en vol, en le becquetant, un *Bias musicus* immature qui chassait en papillonnant dans les feuillages clairs d'un arbuste. Nous avons aussi vu un mâle, accompagné de sa femelle, harceler vivement un *Lanius mackinoni* qui, alors que cette espéce capture principalement ses proies au sol, plongeait réguliérement dans les extrémités des basses branches d'un arbuste. Il est possible toutefois que ce harcélement ait plutôt été motivé par le fait que de nombreux passereaux identifient les pies-griéches comme des prédateurs potentiels, notamment des nichées.

Source : MNHN, Paris

Terpsiphone batesi

Cet oiseau est le remplaçant de *viridis* dans les vieilles formations secondaires et dans la haute forêt naturelle. Lui aussi exploite les feuillages des arbres et des arbustes ainsi que ceux des ponts et rideaux de lianes. À l'instar de son congénère il se tient dans les parties médianes aérées des branches, circule dans les feuillages clairs mais ne pénétre guére dans les frondaisons trop serrées, demeurant sur leur périphérie.

Les catégories de modes de chasse I à IV que nous avons décrites pour *viridis* s'appliquent également á cette espéce aussi ne les répéterons-nous pas. Nous mentionnerons seulement que les postures du type I sont fréquemment plus redressées (fig. 51 C) ou au contraire plus horizontales (fig. 51 D) que celles de *viridis*. Les plongées sont également plus accusées et plus longues. Les vols sur place nous ont paru plus fréquents et nous avons occasionnellement observé des captures d'insectes contre des tiges ou des troncs crevassés oú l'oiseau s'agrippe aux écorces comme un *Criniger*. Nous l'avons aussi vu s'intéresser aux amas de feuilles mortes et de débris végétaux divers qui encombrent les branchages : l'oiseau y circule en piquant du bec de-ci de-lá ou y chasse selon le mode II. Remarquons aussi que lorsqu'il parcourt les feuillages en étalant les rectrices (fréquemment dans la posture B' de la fig. 51), il pivote de gauche et de droite beaucoup plus régulièrement que *viridis* et, souvent, entrouvre et referme rapidement les ailes. Nous l'avons aussi observé qui s'intéressait aux toiles d'araignées, sociales ou non, plutôt pour y « cueillir » les insectes prisonniers de ces arthropodes.

Comme nous l'avons fait pour *viridis*, il importe ici aussi, pour préciser les fréquences des divers modes de chasse (tableau XXIII), de séparer les observations effectuées dans les rondes (N = 383) de celles concernant des oiseaux chassant seuls (N = 110) :

Proportion des types de chasse	I	II	III	IV
dans les rondes	86,7 %	8,4 %	3,9 %	1,0 %
hors ronde	32,7 %	32,7 %	20,0 %	14.6 %

Ces différences de proportions (aprés regroupement des classes III et IV) sont hautement significatives (χ^2 = 134,81, ν = 2). L'indice d'amplitude d'utilisation des divers types de chasse HA varie de 1,65 dans les rondes á 3,79 en dehors de celles-ci, tandis que l'indice de diversité de Simpson D passe de 1,31 á 3,63. De même, dans les rondes (N = 277) le type Ib est beaucoup plus fréquent que le Ia, contrairement á ce qui s'observe lorsque les oiseaux chassent seuls (N = 23). Nous obtenons des pourcentages (avec l'intervalle de sécurité au seuil de α = 0,01) de Ib de 79,4 ± 6,3 % dans des rondes et de 30,4 ± 24,9 % en dehors. Nous retrouvons donc, mais bien plus accusés, les résultats obtenus avec *T. viridis* et notamment le bénéfice réalisé á s'intégrer en tant que suiveur, aux groupements de chasse plurispécifiques.

Les données réunies dans le tableau XXIII et la fig. 52 suggérent des variations saisonniéres dans l'utilisation relative des divers modes de chasse. Les échantillons sont toutefois encore trop réduits, aussi les différences observées ne sont-elles pas statistiquement significatives. Dans le cas oú ces proportions seraient quand même réalistes, l'espéce paraîtrait ainsi, durant la petite saison des pluies, plus généraliste dans sa modalité de chasse dans les rondes mais plus spécialiste en dehors de celle-ci. Ceci laisserait supposer qu'á cette occasion la nourriture serait plus disponible et plus aisément accessible, ainsi l'oiseau seul pourrait davantage chasser selon le mode I qui nécessite un repérage facile des proies, tandis que, dans les rondes, la meilleure accessibilité de la nourriture autoriserait des localisations spécifiques moins exclusives dans l'architecture forestiére. Durant la petite saison séche (également une bonne saison pour la nourriture et aussi celle á laquelle beaucoup d'oiseaux insectivores se reproduisent), l'espéce serait plus spécialiste dans les rondes et trés généraliste en dehors d'elles. Ces tendances inverses de celles de la saison précédente seraient alors á mettre en rapport avec la pression compétitive exercée par les autres espéces dont beaucoup se reproduiraient. Les conditions demeureraient peu changées lors de la grande saison des pluies, sauf peut-être dans le sens d'une légére amélioration, vraisemblablement due á un renouvellement de l'entomofaune consécutif aux variations pluviométriques, bien que nous soyons fort mal renseignés á ce sujet. En grande saison

TABLEAU XXIII. — Fréquence (en nombre d'observations) des divers modes de chasse (I á IV) de *Terpsiphone batesi* selon qu'il accompagne (R) ou non (HR) les rondes d'insectivores et indice d'amplitude de leur utilisation (HA).

Saison	R ou HR	N	I	II	III	IV	HA
S-O-N	R	71	59	7	4	1	1,83
	HR	27	13	6	6	2	3,36
D-J	R	77	68	6	2	1	1,58
	HR	25	7	7	4	7	3.90
F-M-A-M	R	146	126	13	6	1	1,66
	HR	50	14	19	12	5	3,65
J-J-A	R	89	79	6	3	1	1,57
	HR	8	2	4	0	2	—
Année	R	383	332	32	15	4	1,65
	HR	110	36	36	22	16	3,79

Source : MNHN, Paris

sèche (période défavorable) la spécialisation serait extrême dans les rondes (intense compétition interspécifique) et, vraisemblablement, marquée en dehors de celles-ci : l'oiseau devrait alors employer davantage ses méthodes de chasse les plus élaborées (par exemple le type II) pour se procurer une nourriture raréfiée.

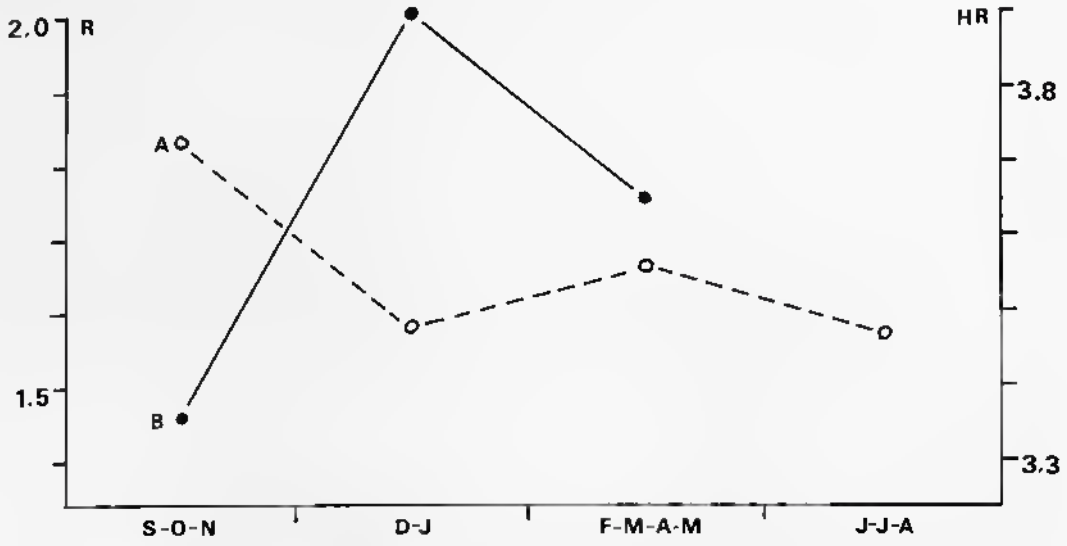


FIG. 52. — Variation saisonnière des indices d'utilisation relative des divers modes de chasse chez *T. batesi* selon que l'oiseau est (ligne A et échelle R) ou non (ligne B, échelle HR) dans les rondes d'insectivores.

Nous avons déjà évoqué plus haut des observations où *T. batesi* tolérait *Muscicapa sethsmithi* mais se faisait houspiller par *Fraseria cinerascens*, *Stizorhina fraseri* ou *Diaphorophya castanea*. Nous avons fréquemment observé, dans des rondes en forêt naturelle, *batesi* se faisant évincer de ses perchoirs, et même voler ses proies, par le drongo *Dicrurus atripennis*, Dicruridé, espèce bien plus grosse que lui et qui chasse essentiellement selon le mode Ib. En revanche, nous avons vu, dans le vieux secondaire, *batesi* harceler et repousser *Dicrurus adsimilis modestus* (nous employons ici une nomenclature trinominale car certains systématiciens continuent à considérer *modestus* spécifiquement distinct d'*adsimilis*) et même *Halcyon senegalensis*, Alcédinidé migrateur, qui prend pourtant des proies bien plus grosses et surtout taxinomiquement très différentes. De même, dans les rondes, nous avons régulièrement vu *batesi* se montrer agressif et harceler d'autres passereaux (*Erythrocercus mccalli*, Muscicapidé, *Anthreptes fraseri*, Nectariniidé et *Phyllastrephus icterinus*, Pycnonotidé) qui, fouilleurs actifs des feuillages, débusquaient des proies qu'ils poursuivaient dans une pirouette mais auxquelles le *batesi* les forçait à renoncer et dont lui-même s'emparait. L'attaque du *batesi* était d'abord dirigée vers le poursuivant puis vers la proie. Il ne s'agissait en aucun cas de l'observation, très banale dans les rondes, de l'oiseau qui bat de vitesse un autre individu et capture la proie que celui-ci convoitait.

Nous parlerons plus loin des relations spatiales entre *batesi* et *viridis*.

Nous mentionnerons enfin avoir observé en 4 occasions (une fois par un mâle et trois fois par des femelles) l'utilisation de la patte pour le dépeçage des proies. En l'occurrence, il s'agissait de papillons hétérocéres de 3 à 6 cm de longueur (non d'envergure, donc des proies volumineuses) que l'oiseau commençait par frapper sur son perchoir, par de brusques mouvements de tête latéraux, avant de les prendre dans sa patte, de les maintenir plaqués contre le support et de les marteler du bec pour les tuer, les désailer et en arracher des morceaux, exactement comme le ferait un rapace.

***

Cette revue des modes de chasse spécifiques souligne la grande plasticité du comportement de recherche de nourriture chez les gobe-mouches gabonais. Il apparaît difficile d'assigner à une espéce donnée un seul mode de chasse précis (sauf peut-être á *Muscicapa sethsmithi* et *Artomyias fuliginosa*, encore que chez cette dernière espèce on

Source : MNHN, Paris

puisse distinguer une chasse à l'affût et une prospection en vol). Ceci est important car certains écologistes se montrent parfois trop simplificateurs dans leur catégorisation des modes de chasse. Il est en effet courant de voir opérer de nettes distinctions entre les chasseurs à l'affût (« salliers » des anglo-saxons), les fouilleurs de feuillage (« foliage-gleaners ») et les oiseaux qui utilisent le vol sur place (« hover-gleaners ») (cf. par exemple Karr et James 1975, pour les gobe-mouches du Mont Nimba, Libéria). En fait une telle conception est beaucoup trop schématique (pour une meilleure approche, voir Fitzpatrick (1980) sur les Tyrannidés, bien que les catégories retenues pour les « gobe-mouches » néotropicaux soient insuffisantes pour les afrotropicaux), surtout lorsqu'on utilise ce découpage pour établir des corrélations entre des traits morphologiques et des traits de comportement. En effet, en prenant simplement l'exemple des chasseurs à l'affût, les configurations écomorphologiques peuvent être différentes selon que l'espèce chasse normalement dans des grands espaces libres ou au contraire dans

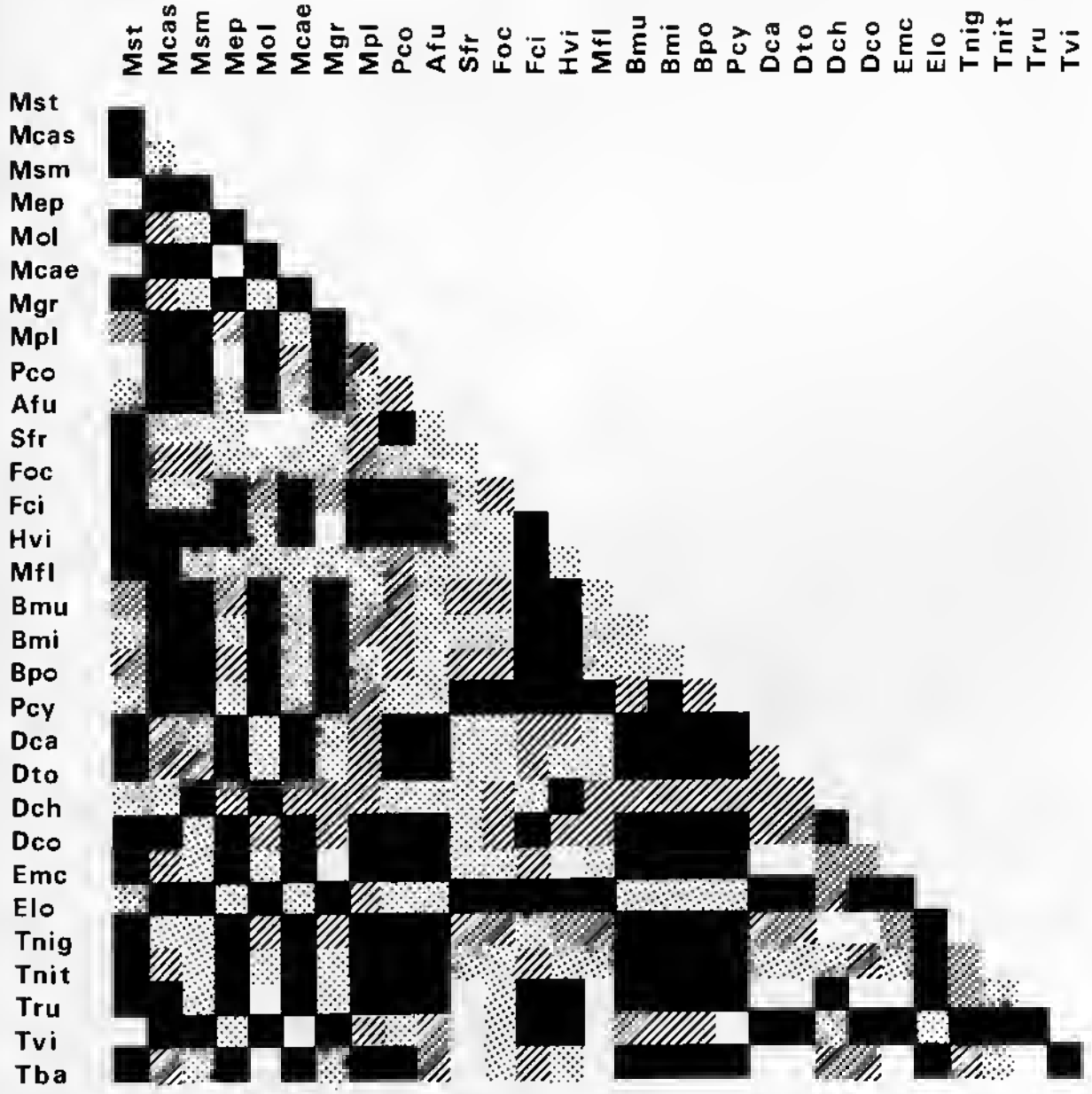


FIG. 53. — Isolement des diverses espèces de gobe-mouches du Nord-Est du Gabon prises deux à deux. En noir : isolement selon le « macrohabitat » ; en hachures : isolement selon le niveau vertical dans l'architecture forestière ; en pointillé : isolement selon la localisation horizontale ; en blanc : isolement incomplet.

Source : MNHN, Paris

les branchages : les conditions de démarrage, de vol d'attaque et de capture de la proie sont différentes ne serait-ce qu'en raison des vitesses de déplacements utilisées et du degré de manœuvrabilité exigé.

Néanmoins, on remarquera les modalités de chasse relativement proches chez les *Batis*, *Platysteira* et *Diaphorophyia*. Bien que différentes, celles de *Bias musicus* et de *Megabyas flammulatus* procèdent d'un même modèle de base : seules varient les distances de capture des proies et l'orientation des vols d'attaque. De même, *Hyliota violacea* nous paraît présenter un mode de chasse dérivé des *Batis* et apparentés, mais adapté à une exploitation plus systématique des feuillages périphériques des arbres.

Chez les Monarchinés, on notera là encore une grande similitude dans les comportements de recherche de la nourriture bien que les *Terpsiphone (rufiventer, viridis* et *batesi)* se livrent davantage à des actions de chasse brusques et à longue portée depuis un poste d'affût. Cependant, toutes les espèces gabonaises de cette sous-famille ont en commun la prospection des feuillages accompagnée d'un balayage, plus ou moins systématique et élaboré, des feuilles à l'aide des rectrices largement déployées et des rémiges plus ou moins étalées.

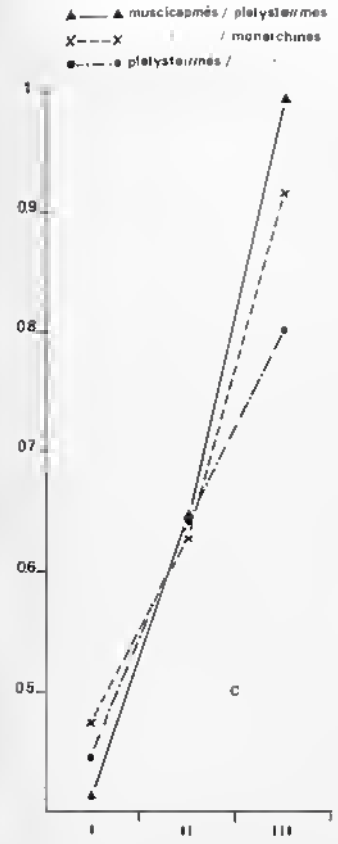
Chez les Muscicapinés, la variabilité est beaucoup plus grande. Si les *Muscicapa* (en incluant *Artomyias* et *Pedilorhynchus*) sont avant tout des chasseurs à l'affût, d'importantes différences apparaissent entre les espèces selon que le poste de guet est fixe ou non, et surtout en fonction de la localisation dans l'architecture forestière, notamment du degré d'ouverture ou d'encombrement de l'espace exploité. Tout se passe, chez les Muscicapinés, comme si nous étions en présence d'un continuum, ou plutôt d'une variation graduelle entre la spécialisation à utiliser le milieu aérien (*Artomyias*) et celle à exploiter les feuillages (*Myioparus*), en passant par une propension à l'inspection des branchages (*Fraseria ocreata*), avec bien sûr une série de types intermédiaires.

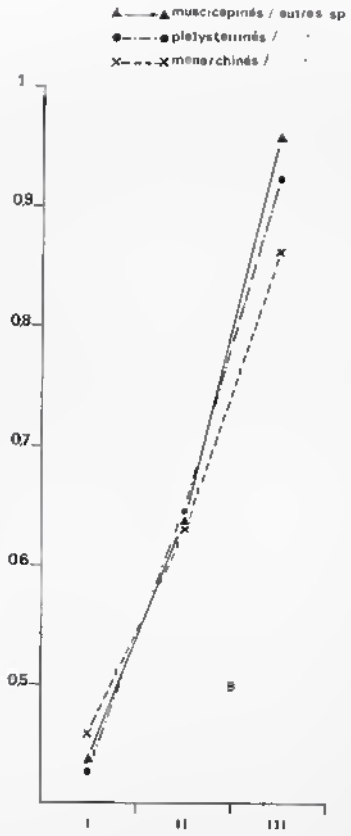
Arrivés au stade d'analyse de la localisation spatiale en prenant en considération l'habitat perçu à petite échelle, l'occupation des divers niveaux de la végétation et l'utilisation des éléments architecturaux de cette même végétation, il est bon de faire le point sur le degré de ségrégation des diverses espèces étudiées. Sur la figure 53, nous avons indiqué les paires d'espèces qui, à l'échelle du « macrohabitat » ne cohabitent pas (cf. tableau XVII), celles qui nous paraissent relativement bien séparées selon la stratification (nous avons arbitrairement choisi des $\alpha \leqslant 0{,}30$) et enfin celles qui nous semblent spatialement isolées par leur fréquentation différentielle des éléments architecturaux forestiers. Nous sommes conscients du caractère subjectif et spéculatif de cette classification, néanmoins nous l'estimons réaliste. Certes des indices de recouvrement non nuls pour la dimension verticale ne signifient pas une ségrégation complète mais, joints à des informations (à défaut d'avoir pu calculer des indices) sur les différences dans la localisation horizontale, nous pouvons admettre de très forts degrés d'isolement spatial entre les espèces prises deux à deux. Selon que la dimension verticale l'emporte sur l'horizontale, nous avons alors imputé la ségrégation à l'une plutôt qu'à l'autre variable.

Le graphique A de la fig. 54, illustre la part respective des trois modalités de ségrégation dans l'isolement spatial (exprimé ici par 1 — C, C étant l'indice de cohabitation défini plus haut, cf. p. 97). On remarque qu'au sein de chacune des trois sous-familles, le degré d'isolement des espèces est sensiblement le même si l'on ne considère que l'occupation des grands types d'habitat. En revanche, dès la prise en compte du second facteur (distribution verticale), les Platysteirinés se détachent des autres, de sorte qu'avec l'introduction du 3e facteur, les espèces qu'ils regroupent se trouvent bien séparées dans l'espace forestier alors que, chez les Muscicapinés et les Monarchinés, l'isolement pour être déjà conséquent n'en est pas moins encore incomplet. On note aussi que la ségrégation spatiale n'est pas mieux marquée entre les espèces appartenant à la même sous-famille qu'entre celles appartenant à des sous-familles différentes. Cependant, sur le graphique B (fig. 54) les Muscicapinés apparaissent en fait mieux isolés des autres espèces que ne le sont les Platysteirinés et surtout les Monarchinés : ceci est à mettre en rapport avec leur mode de vie dans l'ensemble beaucoup plus aérien, moins arboricole. C'est effectivement ce que l'on retrouve si l'on regarde comment les diverses sous-familles s'isolent entre-elles (fig. 54 C). L'isolement spatial est très fort entre les Muscicapinés et les Platysteirinés, moins bon, bien que toujours accusé, entre les Muscicapinés et les Monarchinés mais, en revanche, nettement plus partiel entre les Platysteirinés et les Monarchinés.

Nous arrivons donc, à ce stade de l'analyse de la ségrégation spatiale entre les divers gobe-mouches gabonais, à 33 paires d'espèces dont l'isolement nous paraît très faible : *Muscicapa striata - M. epulata ; M. striata - M. caerulescens ; M. striata - Pedilorhynchus comitatus ; M. epulata - M. caerulescens ; M. epulata - P. comitatus ; M. olivascens - Stizorhina fraseri ; M. caerulescens - S. fraseri ; Erythrocercus mccalli - D. castanea ; E. mccalli - Terpsiphone rufiventer ; E. mccalli - T. batesi ; T. batesi - T. rufiventer ; Myioparus griseigularis - Hyliota violacea ; M. striata - T. viridis ; M. olivascens - T. rufiventer ; M. olivascens - T. batesi ; M. caerulescens - T. viridis ; M. griseigularis - E. mccalli ; S. fraseri - T. rufiventer ; S. fraseri - T.*

Source : MNHN, Paris





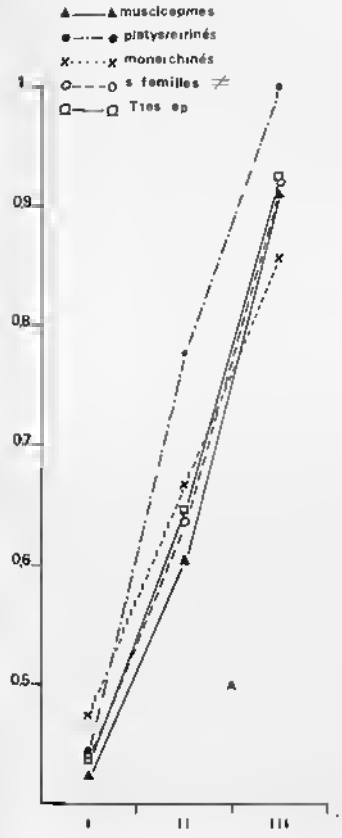


FIG. 54. — Part des diverses modalités de segrégation dans l'isolement spatial des gobe-mouches du Nord-Est du Gabon. A : l'indice d'isolement est calculé sur l'ensemble des paires d'espèces ou sur les paires d'espèces dont les composantes appartiennent à des sous-familles différentes ou à la même sous-famille. B : l'indice d'isolement est établi en comparant les espèces d'une sous-famille à l'ensemble des autres. C : l'indice d'isolement est calculé en comparant les sous-familles entre-elles. I = ségrégation par le macrohabitat ; II = segrégation par l'étagement dans la végétation ; III = ségregation par différence dans la localisation horizontale.

Source : MNHN, Paris

viridis ; S. fraseri - T. batesi ; H. violacea - E. mccalli ; Megabyas flammulatus - T. rufiventer ; M. flammulatus - T. viridis ; M. flammulatus - T. batesi ; Platysteira cyanea - T. viridis ; Diaphorophyia castanea - T. rufiventer ; D. castanea - T. batesi ; D. tonsa - E. mccalli ; D. tonsa - T. rufiventer ; D. tonsa - T. batesi ; D. chalybea - Trochocercus nigromitratus ; D. concreta - T. nigromitratus ; D. concreta - T. rufiventer.

Il est probable qu'une analyse plus fine où la fréquentation des diverses composantes architecturale serait quantifiée, montrerait qu'en tenant alors compte des différences dans l'occupation verticale de la végétation, un degré conséquent d'isolement est en réalité décelable entre les éléments de certaines paires. Ainsi, par exemple, la séparation entre *Muscicapa caerulescens* et *Stizorhina fraseri* pourrait être plus importante qu'elle ne le paraît. L'indice de recouvrement des spectres d'occupation verticale du milieu est de 0,51 (*caerulescens* occupe davantage les hauts niveaux de la végétation secondaire) mais *fraseri* exploite beaucoup plus les troncs et les tiges, ainsi que le sol, que *caerulescens* plus aérien. Cependant, compte tenu de leurs « points communs », nous pensons plus réaliste de considérer leur isolement spatial comme imparfait. De même, la localisation de *E. mccalli* par rapport aux *Terpsiphone*, et même aux *Diaphorophyia*, pourrait être mieux précisée. En effet, *mccalli* est avant tout un oiseau qui chasse entre les feuilles des touffes de feuillages alors que les autres s'intéressent davantage à la périphérie de ces touffes. Nous nous trouvons là devant un problème de niveau de perception et d'intégration de la structure architecturale forestière. Il est évident que pour un oiseau de petite taille, l'importance relative des divers volumes végétaux dans l'organisation des feuillages n'est pas la même que pour un observateur qui, de surcroît, se déplace au sol. On remarquera également que si lorsqu'ils chassent seuls, *E. mccalli* et *T. batesi* apparaissent fort peu différentiables quant à leur localisation spatiale, en revanche, lorsqu'ils sont dans des rondes la ségrégation est nettement mieux accusée : *batesi* apparaît alors beaucoup plus aérien (cf. les proportions relatives des divers modes de chasse).

Nous pourrions ainsi commenter chacune de ces 33 paires d'espèces. Ceci ne ferait qu'alourdir le texte. Nous retiendrons que, globalement, en comparant les espèces deux à deux, le taux d'isolement des gobe-mouches gabonais est de 92 %. C'est-à-dire que la localisation spatiale joue, chez ces oiseaux, un rôle très important dans le partage des ressources. On remarquera cependant que 18 espèces (60 %) se trouvent encore, à ce stade, non isolées au moins d'une autre espèce. Cela signifie-t-il que l'on doit s'attendre à une concurrence interspécifique beaucoup plus marquée entre les membres de ces 33 paires d'espèces qu'entre les autres ? Ou au contraire, dans le cadre de la théorie actuelle — qui commence d'ailleurs à être remise en question, au moins par certains écologistes — qui fait de la compétition le moteur essentiel de la structuration des peuplements et des communautés, la concurrence au sein de ces paires d'espèces, se trouverait-elle en réalité minimisée par d'autres facteurs que nous n'aurions pas encore pris en compte ? Il vient immédiatement à l'esprit, en dehors bien sûr des questions de préférences alimentaires, que la compétition ne s'exercera pas avec la même intensité selon que les espèces concurrentes seront abondantes ou rares ou, dans les paires, selon que l'une sera abondante et l'autre rare. Il est donc utile d'examiner les modalités de répartition horizontale des effectifs spécifiques.

b) *Les abondances spécifiques et leur distribution*

Nous nous proposons dans ce chapitre d'aborder le problème des densités des diverses espèces étudiées et de préciser le mode de répartition spatiale des individus ou du moins des unités sociales. Nous allons donc être amenés à parler des territoires et des domaines vitaux. Pour ces derniers, nous ne parlerons que des domaines instantanés : dans un intervalle de temps limité, en l'occurence celui de la durée des observations. Dans le cas présent, la définition du territoire donnée par Noble (1939) : « toute zone défendue », serait suffisante, toutefois nous lui préférons celle proposée par Willis (1967) : « un espace dans lequel un animal, ou un groupe, en domine généralement d'autres qui deviennent dominants ailleurs ».

Muscicapa striata

Cet oiseau est un migrateur paléarctique. Il n'est donc pas là durant toute l'année. En Ogooué-Ivindo, nous l'avons personnellement observé le 2 octobre et le 20 avril. Il est toutefois plus fréquent lors des passages, durant le mois d'octobre et, surtout, pendant la première quinzaine d'avril. On observe alors par places, des petits rassemblements de 4-5 individus, parfois jusqu'à 12, sur un ou deux hectares, principalement en lisière des défrichements. Ces concentrations ne durent pas : au plus deux ou trois jours. Il s'agit d'oiseaux se dirigeant vers ou quittant des quartiers d'hiver plus méridio-

Source : MNHN, Paris

naux. L'effectif hivernal (au sens boréal du terme) est réduit. Bates faisait d'ailleurs la même remarque pour le sud du Cameroun. Si les rencontres sont encore relativement fréquentes (oiseaux isolés, observés de-ci de-là) en novembre et décembre puis en mars, en revanche en janvier et février, l'espèce ne s'observe que très occasionnellement. Les oiseaux ne sont pas fixés : on ne les retrouve guère d'un jour à l'autre, sauf ce cas que nous avons mentionné plus haut, d'un individu qui séjourna continuellement de novembre 1972 au moins jusqu'au 29 janvier 1973 (date de notre départ) autour des bâtiments du laboratoire de M'Passa où il venait capturer les insectes attirés par les lumières.

Cette espèce peut donc être qualifiée d'accidentelle, sur l'échelle des fréquences relatives (par opposition à une espèce constante que l'on rencontrerait très régulièrement dans les relevés faunistiques), et sa densité, impossible à quantifier en raison de l'absence de cantonnement, peut-être considérée comme très faible.

Muscicapa cassini

Comme nous l'avons déjà précisé, cet oiseau habite exclusivement le bord des rivières et, de plus, il se localise en bordure de la végétation côté eau libre, non pas côté rive. Il s'avère donc assez difficile à observer depuis la berge, surtout lorsque les rideaux de feuillages retombent jusqu'à la surface de l'eau et masquent ses postes d'affût. En revanche, on le repère beaucoup plus aisément lors des circuits en pirogue. Nous n'avons pas réussi à en capturer pour les marquer avec des bagues de couleur, en raison notamment du fait que cette espèce ne reste guère dans le même secteur restreint (sauf lorsqu'elle niche) : les oiseaux circulent sur de grandes longueurs de rive. Aussi, avons-nous dû effectuer des parcours réguliers en pirogue, complétés par des trajets au sol, en localisant les oiseaux repérés. Nous présentons sur la fig. 55 la distribution des couples ainsi recensés durant le cycle 1976-77. Nous ouvrirons ici une parenthèse pour préciser que les gobe-mouches gabonais ont un cycle annuel de type austral, débutant dès le retour des pluies après la grande saison sèche. Lorsque les données recueillies au cours de deux de nos séjours successifs concernaient le même cycle annuel, elles ont été réunies, après avoir toutefois vérifié que des modifications importantes n'étaient pas intervenues entre-temps. Nous avons choisi de présenter les données du cycle 1976-77 car un effort particulier a été fait pour cartographier la répartition des couples et notre connaissance de l'espèce, notamment de sa localisation spatiale, était suffisamment bonne pour effectuer un tel travail sans craindre de voir des couples nous échapper parce que nous n'aurions pas su les détecter. Il est de toute évidence vain, pour ne pas dire fallacieux, de prétendre procéder à des dénombrements lorsqu'on ne connaît pas suffisamment bien les habitudes des animaux étudiés. Nous n'avons pas tenu compte des quelques observations d'individus isolés en plumage gris mais qui possédaient des taches apicales crème roussâtre aux couvertures alaires et

FIG. 55. — Distribution des couples de *Muscicapa cassini* le long de l'Ivindo (1976-77). Les lignes en doubles tirets délimitent la portion du fleuve où la prospection peut être considérée satisfaisante.

Source : MNHN, Paris

qui étaient de toute évidence des immatures erratiques, non cantonnés, que nous ne retrouvions pas d'ailleurs lors de passages successifs dans la zone où ils avaient été contactés.

La fig. 55 montre que les couples sont répartis de manière très irrégulière et que toutes les rives ne sont pas occupées, sauf en certains endroits (cas des couples 1, 2 et 3 dont les cantons sont contigus). On note aussi que les territoires s'étalent en longueur, ce qui n'a rien de surprenant vu la localisation exclusive au bord de l'eau et la largeur du fleuve. De fait, lorsque des îlots sont proches de la rive (à moins de 60 m), les oiseaux s'installent de part et d'autre du bras de rivière. Cependant, les individus du couple n° 5 ont, à plusieurs reprises, été observés traversant le fleuve qui, à cet endroit, fait 100-120 m de large. Pour donner une idée de l'abondance (qui ne peut être ici rapportée à des unités de surface et exprimée en densité), nous pouvons prendre en considération des couples localisés dans le tronçon de fleuve bien prospecté (7 km), en éliminant le couple n° 3. Nous obtenons ainsi 1 couple par km de fleuve, ou 2 km de rive.

D'une manière générale, les oiseaux se localisent dans une bande très étroite le long de la berge bien qu'à l'occasion, quand ceux-ci sont exondés, ils peuvent aller se poster sur les rochers qui encombrent le lit du fleuve. Pour les couples 1 à 8, pour lesquels nous pensons avoir obtenu une bonne idée du rayon d'action des oiseaux, nous obtenons une estimation moyenne de longueur de rive occupée de 1 180 m (N = 8, σ = 128 m, extrêmes : 1 000-1 350 m). La largeur moyenne de ce canton se situant entre 20 et 30 m, chaque couple occuperait donc un territoire moyen d'environ 3 ha.

A. Brosset nous a fait remarquer que l'espèce lui paraissait nettement moins abondante durant notre période d'étude (fin 1972 - début 1977) que plusieurs années auparavant : bien moins d'observations et surtout de nids trouvés lors des sorties sur le fleuve. Faudrait-il voir dans cette diminution apparente un effet de la compétition avec *Fraseria cinerascens*? (voir plus haut nos remarques sur l'agressivité de *cinerascens* à l'égard de *cassini*). Il eut alors fallu posséder des renseignements plus précis sur les densités des deux espèces à l'époque où *cassini* était plus fréquent. Une autre possibilité serait l'influence de développement d'une population semi-naturelle de chimpanzés sur l'une des grandes îles du fleuve (en face du couple n° 4). Bien que cela n'ait pas été démontré, il se pourrait que les singes, par leur comportement de prédateurs des nichées ou par leurs dérangements répétés, aient provoqué la désertion de l'île par les *cassini*, soit directement, soit par leur action sur *cinarescens* qui aurait alors été forcé d'occuper davantage la végétation au-dessus de l'eau. On remarquera au passage que les couples 2, 3 et 5 ne fréquentaient en réalité guére la rive de l'île aux singes, si ce n'est pour y chasser. Comme nous le décrirons ailleurs, seul le couple 5 y nicha mais vit sa ponte détruite, probablement par les chimpanzés car le nid se trouvait à faible distance de la zone dégagée où accostait régulièrement la pirogue qui leur apportait de la nourriture. Durant notre période d'étude, nous n'avons constaté ni diminution, ni augmentation des effectifs de l'espèce. À chacun de nos séjours, nos observations se situaient dans les mêmes secteurs que ceux présentés sur la fig. 55.

Muscicapa sethsmithi

Cet oiseau habitant la forêt primaire, nous avons estimé son abondance par des dénombrements sur les quadrats du plateau de M'Passa. À chacun de nos séjours, les observations ont été reportées sur plan. Lorsqu'un couple (cet oiseau vit par paires) avait été contacté, nous recherchions à la vue et à l'ouïe le ou les couples voisins que nous localisions par rapport au premier. En dépit du fait que les individus n'étaient pas bagués (sauf le couple n° 13 de la fig. 56) nous pouvions, en fin de séjour, dresser la carte des contacts établis pour chaque couple. La particularité de cet oiseau de stationner longuement dans le même petit secteur facilitait considérablement le repérage des couples. La fig. 57 illustre la distribution spatiale de trois couples régulièrement suivis (qui correspondent aux couples 1, 8 et 9 de la fig. 56). Les limites des cantons ont été définies à partir des données du cycle 1976-77. La surface de ces territoires s'accordant à celle du couple n° 13, bagué, et les localisations observées les autres années s'inscrivant très bien dans les zones ainsi délimitées, nous avons regroupé toutes nos informations pour tracer la carte de la fig. 56 où nous estimons bien connus les domaines des couples 1, 2, 3, 8, 9 et 13. Chaque année, nous pensons qu'il y avait au moins 13 couples sur notre zone d'étude. Cependant, quelques secteurs n'ont pas été suivis avec une grande régularité ; nous y avons entendu des cris que nous attribuâmes à l'espéce sans toutefois localiser les oiseaux. Nous estimons donc qu'il y avait en fait très probablement trois autres couples présents dans la zone d'étude. Si nous éliminons le couple 1 qui occupe une parcelle de forêt dans le défrichement, pour ne retenir que la forêt continue, nous obtenons une densité de 8 couples pour 100 ha (7,9 si on calcule sur l'ensemble de la zone ; 7,8 si on ne considére que les couples 2 à 9). La surface des cantons, déterminée sur les 6 que nous estimons avoir correctement circonscrits, varie de 6,6 à 7,9 ha (moyenne : 7,5 ; écart-type : 0,49). Si tous ne sont

Source : MNHN, Paris

FIG. 56. — Distribution des couples de *Muscicapa sethsmithi* au plateau de M'Passa. Les territoires délimités par un trait continu sont ceux dont le périmètre a été déterminé de manière satisfaisante. ? = zone où seuls des cris ont été entendus. En pointillé = défrichement.

pas jointifs, on remarque cependant que le milieu est saturé : les « blancs » ne laissent pas de places suffisantes à d'autres couples pour s'y établir.

Muscicapa epulata

Comme nous l'avons souligné plus haut, en raison des pratiques agricoles, les formations secondaires apparaissent comme de vastes mosaïques de parcelles de petites tailles correspondant à des stades culturaux et post-culturaux différents. Il s'agit donc d'un milieu très hétérogène, dont les éléments constitutifs varient considérablement et rapidement dans le temps et dans l'espace. Il est donc très difficile d'y mesurer l'abondance des oiseaux, d'autant que nous n'avons jamais séjourné sur place durant un cycle annuel complet et que les espèces étudiées n'y vivent pas sous des densités élevées.

Dans notre zone de travail autour du village de M'Bès, sur les 28 ha de cultures, de repousses d'âges divers et d'écotones stabilisés, nous n'avions qu'un seul couple d'*epulata* durant notre période d'étude, soit une densité de 3,6 couples pour 100 ha. Dans les milieux où la végétation arborescente montre un plus fort degré de couverture et apparaît plus stratifiée (notamment les cacaoyères), la densité est plus forte : 5 à 6 couples pour 100 ha. Dans les zones cultivées, les couples apparaissent très disséminés, installés en fait dans les parcelles où la structure de la végétation correspond aux exigences de l'espèce. Dans les plantations, le peuplement est plus continu.

Nous avons pu déterminer, durant le cycle 1976-77, l'étendue du domaine vital du couple sur notre zone cultivée : 6,2 ha. Dans les plantations, nous arrivons à de semblables estimations bien que nos données ne nous permettent pas de calculer des surfaces qui puissent être considérées bien représentatives des domaines vitaux réels.

Source : MNHN, Paris

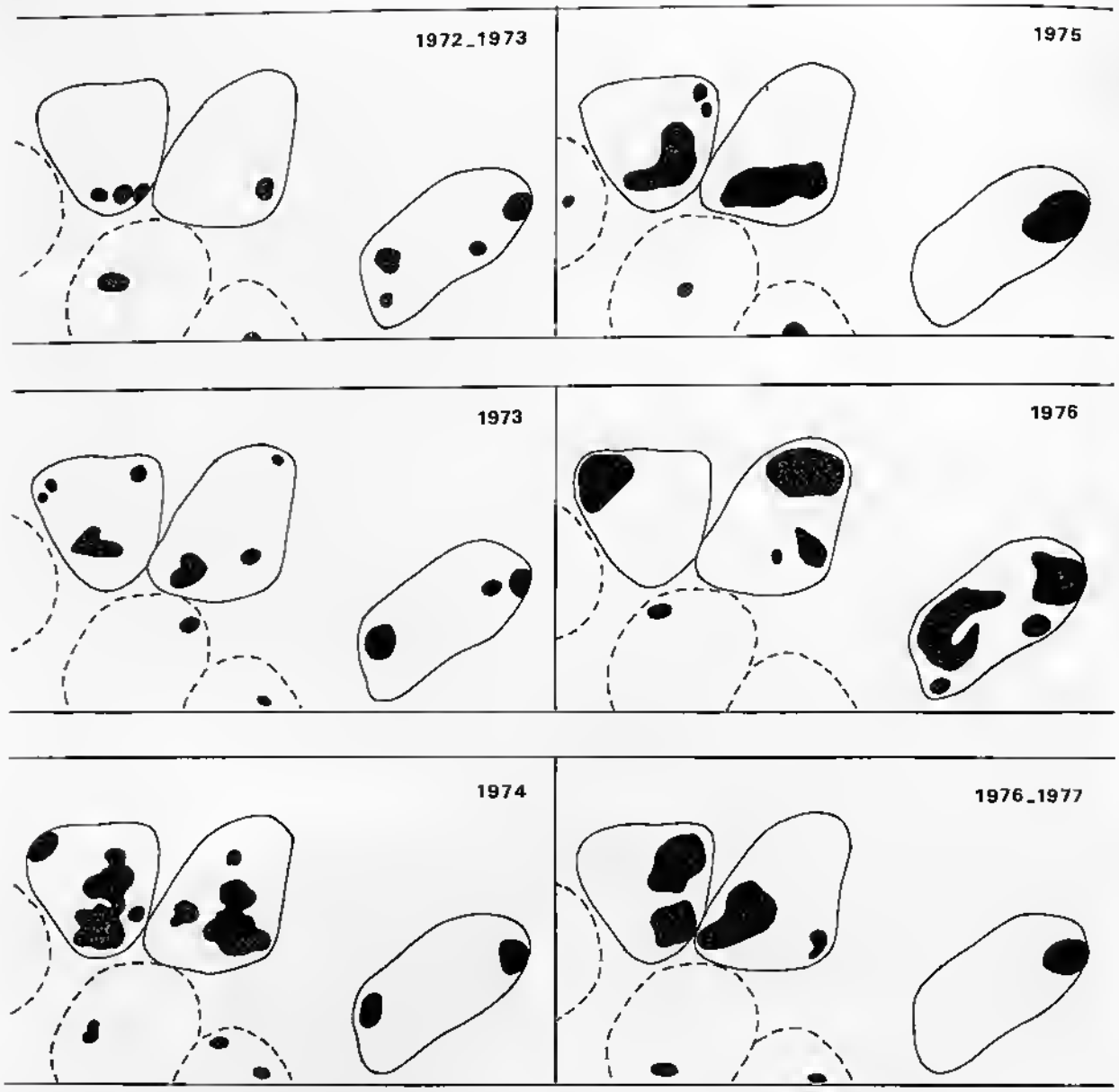


FIG. 57. — Zones les plus fréquentées des territoires 1, 8 et 9 de *M. sethsmithi* du plateau de M'Passa lors des divers séjours : 27.10.1972-29.1.1973 ; 8.9-7.12.1973 ; 22.2-21.5.1974 ; 10.1-7.4.1975 ; 5.6-3.9.1976 ; 18.12.1976-24.3.1977.

Muscicapa olivascens

L'espèce étant liée à la grande forêt, nous avons estimé son abondance sur les quadrats du plateau de M'Passa. En raison de sa grande discrétion et de la propension qu'elle affiche à fréquenter les niveaux les plus élevés de l'étagement forestier, elle s'avère difficile à recenser d'autant plus que sa relative rareté paraît bien réelle et non pas un artefact dû à une faible détectabilité ou à une insuffisance de la prospection lors des dénombrements.

Lors de notre dernier séjour entièrement consacré aux Muscicapidés (1977), une recherche intensive ne nous permit de localiser que 4 couples sur notre zone d'étude (fig. 58). Le report sur carte de toutes nos données suggère fortement que, pour cette espèce, nous retrouvions le même schéma de répartition que pour *M. sethsmithi* : des couples à grands territoires (ou du moins domaines vitaux) mais qui

Source : MNHN, Paris

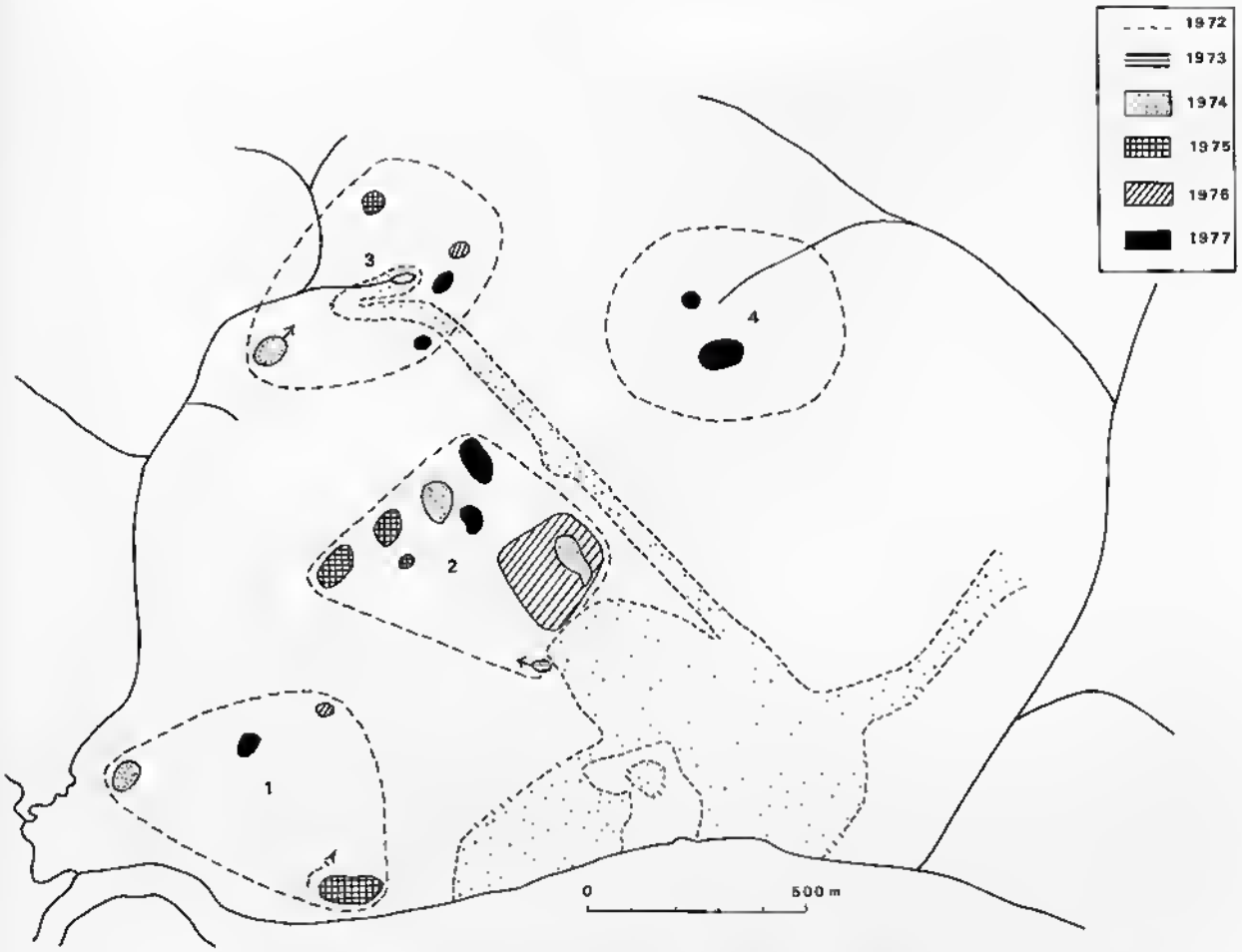


FIG. 58. — Distribution des couples de *Muscicapa olivascens* au plateau de M'Passa. Les zones les plus fréquentées lors des divers séjours ont été indiquées. Les flèches montrent la direction de déplacements rapides à plusieurs centaines de mètres de distance.

se localisent périodiquement dans certains secteurs. Dans ces conditions, la densité de l'espèce serait de 2,1 couples pour 100 ha. Chaque couple occuperait une surface d'une vingtaine d'hectares (21,5 pour le 1, 22 pour le 2 et 20 pour le 3). Ici encore nous remarquons que les couples cantonnés sont régulièrement espacés, leurs domaines vitaux ne paraissant pas jointifs mais ne laissant cependant pas de place à l'installation éventuelle d'autres paires, d'où finalement un bon degré de saturation dans l'occupation du milieu.

Muscicapa caerulescens

Pour les raisons évoquées à propos de *M. epulata*, son abondance est difficile à mesurer. Il est toutefois plus aisément détectable du fait de sa localisation dans les éléments architecturaux de la végétation et de sa plus grande taille. C'est pourquoi nous pensons qu'il est moins abondant qu'*epulata*. Sur notre zone témoin de cultures, nous n'avons détecté qu'un seul couple dont le domaine vital débordait du périmètre des 28 ha suivis. Ce domaine était de l'ordre de 21 ha, dont 14 entraient dans la zone des 28 ha. Ceci donne une densité de 2,4 couples pour 100 ha. Compte tenu d'une meilleure distribution, plus uniforme, dans les stades de régénération post-culturale plus évolués, nous pouvons admettre une densité réelle d'au mieux 3 couples pour 100 ha et des domaines vitaux de l'ordre de la vingtaine d'hectares.

Myioparus griseigularis

Les estimations de l'abondance de cet oiseau de la forêt primaire ont été effectuées sur les quadrats

Source : MNHN, Paris

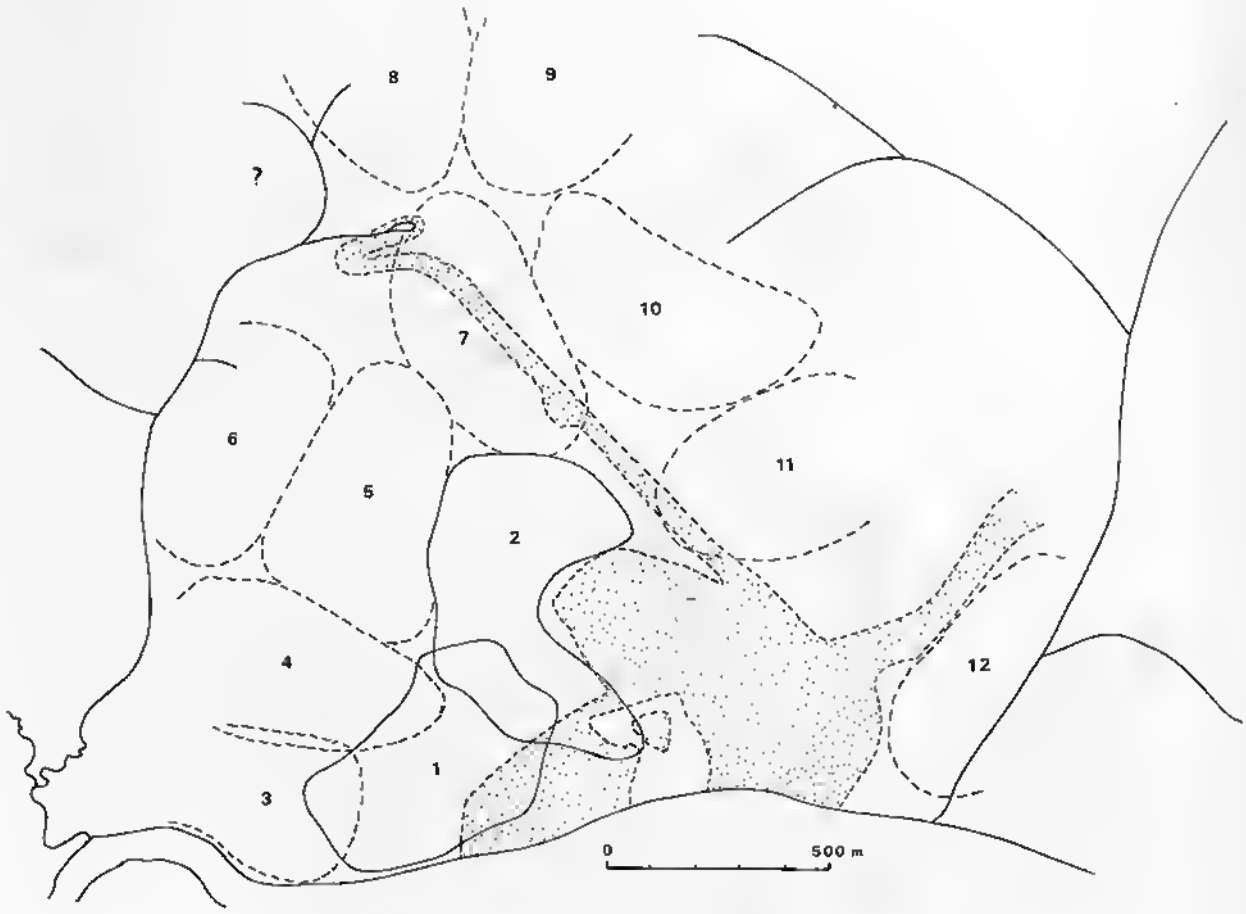


FIG. 59 — Distribution des couples de *Myioparus griseigularis* au plateau de M'Passa.

du plateau de M'Passa. Bien qu'il soit relativement difficile à capturer dans les filets placés dans les strates basses du sous-bois, en raison de sa fréquentation préférentielle des parties hautes de la forêt, nous avons réussi à marquer, avec des bagues de couleur, les partenaires d'un couple (n° 1 de la fig. 59). Le mâle fut bagué le 24 novembre 1972, nous le recapturâmes le 11 puis le 20 octobre 1973, prenant aussi le premier jour un autre individu qui s'avèra être sa femelle et dont nous trouvâmes également le nid peu après. Ce couple fut observé par la suite jusqu'à notre dernier séjour en 1977 : son territoire ne varia pas. Nous procédâmes à une localisation des couples cantonnés durant nos deux séjours du cycle 1976-77, quand nous avions une bonne connaissance des mœurs de cet oiseau et surtout de ses vocalisations. La fig. 59 illustre leur répartition. Seuls les domaines des couples 1 et 2 furent jugés connus de manière satisfaisante. La confrontation des données de cette carte avec celles recueillies lors de nos autres séjours révéla que la densité était demeurée stable et la localisation des couples quasi inchangée. 5,8 couples pour 100 ha paraît donc une estimation très correcte de la densité réelle. On remarquera ici encore la saturation du milieu. Les territoires des couples 1 et 2 couvrent des superficies respectives de 18,2 et 20,6 ha. Les couples 5, 7, 10 occupent approximativement 18, 17 et 19 ha.

Myioparus plumbeus

Cet oiseau n'est pas abondant bien que, dans les milieux secondaires, on le contacte assez régulièrement et fréquemment en raison de son chant qui porte très loin. Sa localisation préférentielle dans les houppiers de très grands arbres dispersés au milieu des zones cultivées, qui constituent un habitat très fragmenté, explique, ou du moins permet de concevoir, que ses domaines vitaux soient très vastes. De fait, au plateau de M'Passa, deux couples ont été régulièrement notés au cours de nos divers séjours, circulant sur des surfaces

Source : MNHN, Paris

comprises entre 30 et 40 ha, au moins. Grâce aux effets de lisisère, l'un d'eux venait au contact des couples 1, 2, 11 et 12 de *M. griseigularis* mais ne s'aventurait sur leurs domaines que lorsque les propriétaires n'étaient pas dans le secteur. L'autre couple, á la faveur de l'extension des plantations est venu abuter en 1977 les limites territoriales des couples 10 et 11 de *griseigularis*.

Au village de M'Bés, un couple circulait sur une superficie d'environ 35 ha dont la moitié débordait sur notre zone témoin de 28 ha. Ceci nous permet d'avancer le chiffre de 1,8 couple pour 100 ha de milieu cultivé et de jeunes formations secondaires comme estimation de la densité réelle de l'espéce.

Pedilorhynchus comitatus

Ce gobe-mouche habitant les défrichements récents, les cultures, les friches et les premiers stades de la régénération forestiére post-culturale, notre zone témoin en milieu secondaire convenait bien à des estimations de sa densité. Précisons tout de suite que celle-ci n'a pas varié durant notre période d'étude. Nous y avons toujours noté 3 couples et un autre dont le territoire empiétait á demi sur notre terrain. L'estimation ainsi obtenue de 12,5 couples pour 100 ha nous paraît fort correcte.

Les domaines vitaux de 4 couples, que nous estimons avoir relativement bien circonscrits recouvraient des surfaces de 6,9 á 7,5 ha (moyenne : 7,2 ; écart-type : 0,25).

Artomyias fuliginosa

Pour cette espéce aussi, notre zone témoin dans les cultures convenait par sa physionomie, cependant sa superficie était nettement insuffisante eu égard á la vaste étendue des domaines vitaux des couples installés. C'est ainsi que sur notre terrain d'étude, 3 couples (en fait deux paires et un trio) se trouvaient á leurs limites de territoires, lesquels débordaient bien sûr trés largement á la périphérie. En retenant les proportions respectives de chaque territoire incluses dans le périmétre de la zone de 28 ha, nous pouvons admettre qu'elle était occupée par 0,6 couple, ce qui donne une densité de 2,1 couples pour 100 ha, nombre qui nous paraît constituer un ordre de grandeur convenable.

Nous avons estimé la surface des territoires de 5 couples : de 36 á 45 ha, avec une moyenne de 40,6 ha et un écart-type de 3,57 ha.

Stizorhina fraseri

En forêt naturelle, nous avons étudié son abondance sur les quadrats du laboratoire de M'Passa. Cet oiseau étant particuliérement démonstratif et donc aisément détectable, nous avons pu accumuler un grand nombre de contacts lors de nos divers séjours.

La fig. 60 illustre la répartition des couples cantonnés telle qu'elle nous est apparue lors du cycle 1976-77 quand, grâce á notre bonne connaissance des habitudes et surtout des vocalisations de l'espéce, nous avons pu nous livrer á un décompte exhaustif de la population fixée. Nous obtenons ainsi une densité réelle de 22,2 couples pour 100 ha. L'examen attentif de la carte de la distribution des couples montre que si le milieu est nettement saturé, la densité n'est toutefois pas uniforme sur toute la zone d'étude. Ainsi, l'ensemble des couples 2 à 28 conduit à une estimation de la densité de 22,0 couples au km^2 tandis que si l'on ne retient que les couples 31 á 48, on obtient 26,3 couples/km^2.

L'étude des surfaces des domaines vitaux (fig. 61) montre que dans la zone de densité plus faible celles-ci s'élévent á 4,1 ha en moyenne ($N = 24$, $\sigma = 0{,}36$) contre 3,6 ha ($N = 12$, $\sigma = 0{,}31$) dans la zone de densité plus forte ; la différence est hautement significative ($P < 0{,}0001$ d'aprés le test U de Mann-Whitney). Calculée sur l'ensemble des domaines vitaux dont la superficie peut être considérée comme circonscrite avec une bonne précision, cette valeur moyenne est de 3,96 ha ($N = 36$, $\sigma = 0{,}4427$). Si nous regroupons les domaines par classes de surfaces et dressons la carte des zones dans lesquelles les domaines ont la même superficie (fig. 62), nous mettons en évidence une hétérogénéité dans la distribution des cantons liée á celle de la forêt elle-même. Nous remarquons immédiatement, ce qui apparaissait déjá sur la fig. 60, l'influence exercée sur le peuplement de *Stizorhina fraseri* par la percée en forêt d'une large piste entretenue. Seul le couple n° 10 est installé de part et d'autre, les autres espéces ne la traversent pas et suivent ses bordures exactement comme s'il s'agissait des berges d'une riviére. Cette saignée forestiére a créé un important effet de lisiére, lequel s'est trouvé accru par le défrichage du sous-bois, lors des travaux d'installation du laboratoire en 1968 (effet particuliérement sensible sur la zone de cantonnement des couples 9-12 et 22, 23). Il est donc probable que les densités que nous avons mentionnées ci-dessus ne puissent pas être tenues pour représentatives de la forêt naturelle, non remaniée. Dans ces conditions, la valeur de 20,8 couples/km^2, obtenue en calculant une densité sur la zone fréquentée par les couples 13 à 21, serait plus plausible.

Source : MNHN, Paris

FIG. 60. — Distribution des couples de *Stizorhina fraseri* au plateau de M'Passa : en 1973-74 (en haut) et en 1976-77 (en bas). Pour toutes les cartes relatives à 1973-74, signalons l'absence de relevé des domaines des couples dans la partie en haut et à droite du plan.

Source : MNHN, Paris

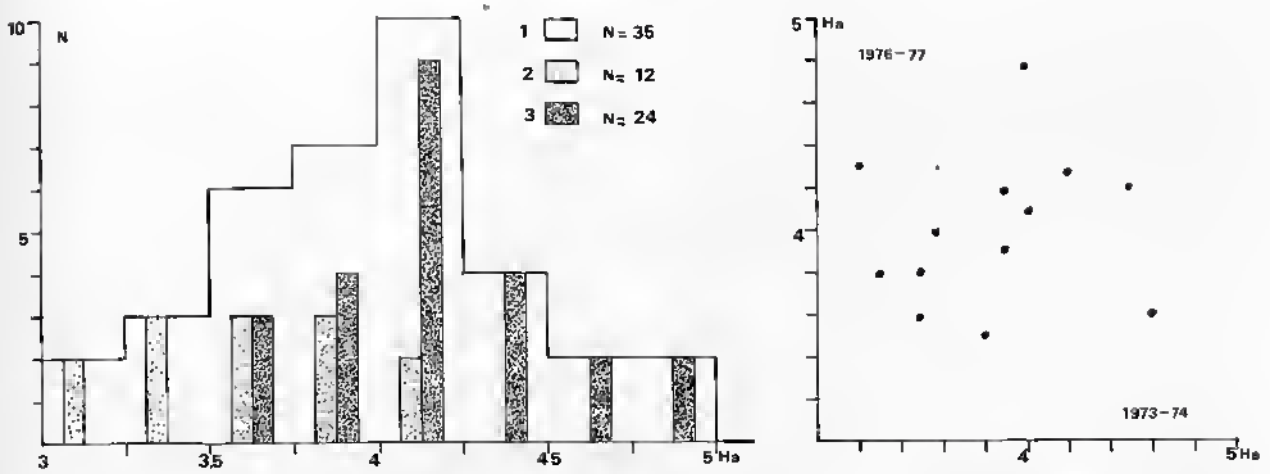


FIG. 61. — À gauche : distribution des surfaces des domaines de *Stizorhina fraseri* en 1977 sur les quadrats de forêt de M'Passa selon qu'est prise en considération toute la zone d'étude (1), celle de plus forte densité (2) ou celle de plus faible densité (3). À droite : variation de la surface des domaines de *S. fraseri* entre 1973-74 et 1976-77.

FIG. 62. — Distribution des couples de *S. fraseri* au plateau de M'Passa en fonction de la surface des domaines vitaux (1976-77)

Source : MNHN, Paris

La fig. 60 montre la répartition des couples cantonnés établie d'après nos relevés pendant le cycle 1973-74. On remarquera que la densité et la localisation des divers couples correspondent très bien à la situation notée en 1976-77, ce qui prouve une bonne stabilité dans le temps, du moins durant notre période d'étude. La comparaison des superficies des domaines vitaux (fig. 61), du moins de ceux qui ont été circonscrits de manière satisfaisante montre que ceux-ci se seraient légèrement agrandis entre les deux relevés : 3,8 ha en 1973-74 ($N = 13$, $\sigma = 0{,}42$) contre 4,0 ha ($N = 13$, $\sigma = 0{,}36$) en 1976-77 ; la comparaison a bien sûr été effectuée en considérant les cantons dont les numéros d'ordre correspondaient d'une période à l'autre. Il importe de préciser que cette différence n'est toutefois pas statistiquement significative ($p = 0{,}13$ d'après le test U de Mann-Whitney).

Dans les formations secondaires, il ne nous a pas été possible d'obtenir des données quantitatives précises sur son abondance. Disons que, dans les vieilles plantations, la densité nous a semblé faible : couples très disséminés et, apparemment, occupant de vastes cantons (de 4 à 5 ha, peut-être même davantage). Dans les stades plus âgés de la reconstitution forestière postculturale, notamment dès les grandes formations continues de hauts parasoliers, l'abondance nous a paru comparable à celle des zones à bonne densité du plateau de M'Passa, parfois même supérieure comme cela nous a semblé être le cas lors d'une brève visite en juillet 1976 au Mont Bengoué où Brosset (com. pers.) avait, lui aussi, remarqué le fait. Il ne serait donc pas exclu que cet oiseau trouvât son optimum dans les derniers stades évolutifs de la régénération forestière.

Fraseria ocreata

L'unité sociale chez cette espèce n'est pas le couple mais le groupe (Erard, à paraître).

La fig. 63 illustre la répartition des divers groupes sur la zone d'étude du plateau de M'Passa, établie d'après les observations effectuées lors du cycle 1976-77. Précisons que cette distribution est en fait demeurée stable au cours de notre période d'étude. Comme nous le verrons plus loin, le décompte des individus au sein d'un groupe est malheureusement difficile d'une part en raison de la hauteur à laquelle ils circulent et de la densité de la végétation mais aussi, d'autre part, du fait que la cohésion des groupes n'est pas toujours forte. Les individus se tiennent souvent assemblés en sous-unités qui maintiennent certes le contact entre-elles mais ne se concentrent pas dans le même arbre ou le même groupe d'arbres.

Dans la forêt du plateau de M'Passa, nous obtenons une densité de 2,1 groupes par 100 ha, soit en tenant compte de la taille des groupes dénombrés sur cette zone : 16 individus/km^2. Les domaines vitaux dont les limites ont été déterminées de manière satisfaisante ont une surface moyenne de 29,5 ha ($N = 5$, $\sigma = 4{,}76$). On remarquera toutefois que les domaines situés en pleine forêt (2, 3 et 4 de la fig. 63) sont plus grands que ceux de lisière (n^{os} 1 et 7) mais ils regroupent également plus d'individus : 32,9 ha et 10 ind., 35,8 ha et 9 ind., 28,4 ha et 8 ind. contre 25,5 ha et 7 ind., 24,8 ha et 3 ind. On notera aussi qu'en dépit des zones inoccupées entre groupes voisins, le milieu paraît relativement bien saturé.

Dans les formations secondaires occupées par l'espèce, nous n'avons malheureusement pas de données quantitatives précises sur son abondance. Nous pensons que la densité y est de 1 à 2 groupes par km^2, c'est-à-dire inférieure à celle en forêt, il ne s'agit toutefois que d'une présomption subjective. Il nous a également paru, au vu du rayon d'action des groupes observés, que les domaines vitaux y étaient plus grands et que ces groupes étaient aussi plus petits (4 à 6 individus en moyenne).

Fraseria cinerascens

Contrairement à son congénère, cet oiseau vit par couples bien cantonnés et, comme nous l'avons vu plus haut, est strictement localisé au bord de l'eau. Nous avons étudié son abondance à M'Passa, sur les rives de l'Ivindo et surtout sur les îles de ce fleuve. Il y est très régulièrement réparti : 7 couples sur 1 km de berge, soit un couple tous les 150 m.

La fig. 63 illustre la distribution des couples, étudiée lors du cycle 1976-77, sur une portion de l'une des îles du fleuve. Comme on peut le constater, l'île étant de forme étroite et très allongée, elle est entièrement occupée. Le centre étant moins fréquenté que les rives, les limites des cantons y sont plus imprécises mais donnent quand même une bonne idée de la superficie des territoires. Nous arrivons ainsi à une surface moyenne de 1,4 ha ($N = 10$, $\sigma = 0{,}14$), nombre identique à celui obtenu sur les rives de terre ferme. Sur cette île occupée entièrement, la densité s'avère de 70 couples au km^2. Insistons cependant sur le fait que, pour cette espèce, comme pour *Muscicapa cassini*, des abondances rapportées à des unités de surface ne signifient pas grand-chose en raison de son mode linéaire de répartition très particulier.

Source : MNHN, Paris

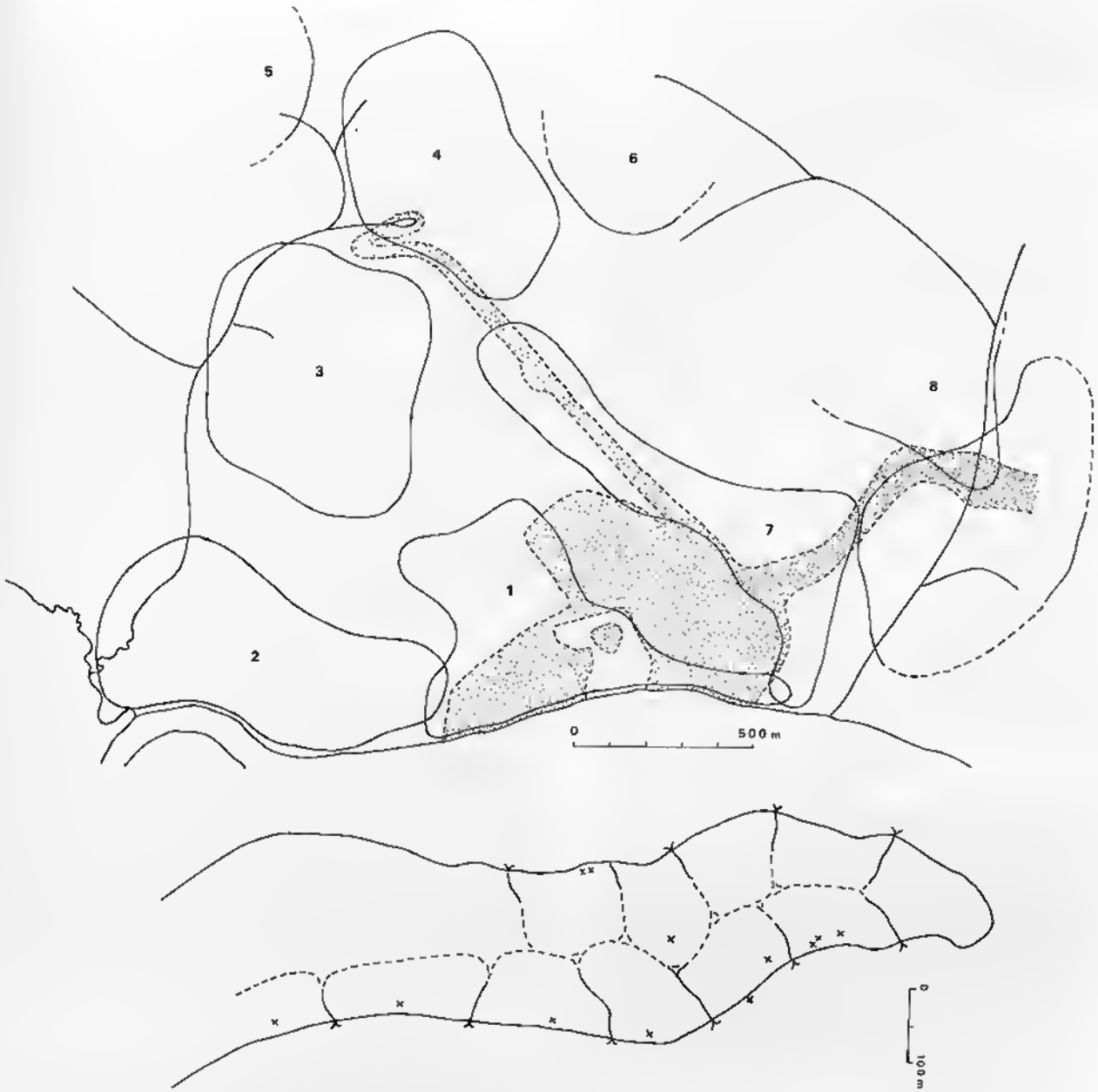


FIG. 63 — Distribution des groupes de *Fraseria ocreata* au plateau de M'Passa (haut), et des couples de *F. cinerascens* sur une île du fleuve (bas) : les traits pleins indiquent les bordures de territoire les plus activement défendues. Les croix désignent les emplacements des nids suivis.

Hyliota violacea

Nous avons déjà dit plus haut que nos rencontres avec cette espèce n'avaient été qu'épisodiques. Nous pensons cependant qu'elle niche dans notre zone d'étude du plateau de M'Passa. Nous y avons observé un couple seul en avril 1974 puis, accompagné cette fois d'un jeune, en juin et juillet 1976, et encore de juin à août 1981, toujours dans le même secteur en lisière du défrichement (zone de cantonnement des couples 1, 4, 8, 9, 10, 32 et 38 de *Stizorhina fraseri*, fig. 60). Nous serions tentés d'y voir l'un de ces oiseaux « rares » de la forêt comme *Anthoscopus flavifrons*, Rémizidé, ou *Pholidornis rushiae*, famille *incertae sedis*, qui vivent quasi perpétuellement dans les parties les plus hautes de la voûte forestière et dont on ne sait encore si

Source : MNHN, Paris

l'apparente rareté est réelle ou simplement due á la difficulté d'observation, aggravée par une ignorance compléte de leurs mœurs.

Megabyas flammulatus

Voici encore une espéce que nous n'avons pas vue souvent. Nous avons observé 3 mâles (2 ad. et 1 juv.) le 11 novembre 1973 à M'Bés, 2 mâles adultes le 8 mars 1974 sur les quadrats de M'Passa (zone du couple n° 12 de *Stizorhina fraseri*, dans la parcelle de forêt à sous-bois défriché), 2 mâles et 1 femelle ad. le 25 décembre 1976 sur ces mêmes quadrats (zone de contact des couples 21, 22 et 24 de *S. fraseri*) et enfin 2 mâles et 1 femelle ad. le 8 mars 1977 á Bélinga. Mis à part les oiseaux de M'Bés qui furent prélevés, nous avons vainement essayé de retrouver les autres au cours des jours suivants, notamment en diffusant des chants mis á notre disposition par C. Chappuis, provenant toutefois d'enregistrements effectués en Ouganda. Notre impression est que l'espéce ne niche pas dans la région mais qu'elle s'y montre en migration. Les dates de nos observations se situent d'ailleurs fort bien dans la période de l'année oú est notée toute une série de migrateurs afrotropicaux (cf. Brosset 1968, Brosset et Erard 1986).

Bias musicus

Il occupe de maniére réguliére les zones cultivées, aussi sa distribution suit-elle le réseau des voies de pénétration humaine. Toutefois, dés que les milieux remaniés par l'homme sont uniformément trés engagés dans le processus de régénération postculturale (dominance de derniers stades) et que la couverture végétale présente une physionomie plus nettement forestiére, l'espéce disparaît. La répartition se présente donc plutôt comme des petites populations disposées par taches, centrées sur les habitats anthropiques.

En raison du caractére particulier de ses biotopes, notamment de l'ouverture du milieu, et de la propension qu'il montre á se localiser dans les plus grands arbres, il n'est pas étonnant que sa densité soit faible et ses domaines vitaux étendus. Compte tenu de la superficie des territoires (38 et 41 ha) des deux couples qui fréquentaient notre zone d'étude en milieu cultivé, nous estimons á 0,6 couples pour 28 ha la densité réelle de l'espéce, soit 2,15 couples au km^2. En adjoignant aux deux territoires cités, deux autres délimités au plateau de M'Passa, nous obtenons une surface moyenne des cantons de 42,2 ha (σ = 3,50).

Batis minima

Le peuplement de cet oiseau présente une distribution trés morcelée, en rapport avec celle de son biotope. C'est ainsi que nous n'avons jamais rencontré que des couples trés disséminés et n'avons pas trouvé de zones oú les territoires de paires voisines venaient en contact. À moins de relever sur carte de trés vastes superficies, il est trés difficile d'obtenir des données quantitatives précises sur son abondance. Des estimations grossiéres nous amènent au chiffre de 1,5 couples au km^2. Le quart du domaine d'un couple débordait sur la parcelle de 28 ha cultivée que nous suivions régulièrement, ce qui conduit à une densité de 0,9 couple au km^2 mais, en raison de la physionomie de la zone d'étude, cette valeur concerne une densité plutôt globale que réelle. Nos observations d'un couple cantonné au plateau de M'Passa, fournissent une mesure de 20,6 ha pour son domaine vital, valeur á laquelle s'apparentent deux approximations (18 et 20 ha respectivement) effectuées sur deux autres couples dans la région de M'Bés.

Batis poensis

Comparativement au précédent, cet oiseau présente un peuplement continu dans les formations secondaires. Deux couples fréquentaient notre parcelle d'étude en zone cultivée ; compte tenu de la proportion de la superficie des territoires de ces couples que représente la surface occupée sur la parcelle, nous obtenons une densité de 0,9 couple sur 28 ha, soit 3,2 au km^2. Cette valeur nous paraît bien représentative de l'abondance de l'espéce dans les milieux secondaires. Les cantons de 3 couples ont été déterminés dans de bonnes conditions, leur surface moyenne était de 27,1 ha (σ = 0,64).

Platysteira cyanea

Nous avons déjá souligné combien cette espéce est liée au voisinage immédiat des habitations. En raison de la trés grande dispersions des agglomérations, le peuplement est fort discontinu. De plus, les villages gabonais se présentant souvent comme des villages-rues, la répartition des couples de *Platysteira* y est fréquemment longitudinale et, pour peu que les stades âgés des formations secondaires viennent trés prés des maisons et ne laissent guére de place aux écotones stabilisés, la densité est alors trés faible, l'espéce pouvant même être totalement absente dans certains villages.

Sur notre zone d'étude en milieu cultivé nous avions 3 couples et un mâle célibataire au début du

Source : MNHN, Paris

cycle 1976-77. Lors des séjours précédents nous n'y avions observé que 3 couples cantonnés dans des limites apparemment trés fixes. En fait l'ensemble des 28 ha de la parcelle n'était pas occupé par l'espéce : seuls 16 ha lui convenaient. Le mâle non apparié possédant un territoire bien distinct de celui des couples voisins, nous devons en tenir compte pour le calcul de densité. Son canton étant de moitié inférieur á celui des autres, nous pouvons accepter une densité réelle de 3,5 couples sur 16 ha, soit 21,9 couples au km^2 et une densité globale, dans les milieux anthropiques, de 12,5 couples au km^2.

Les territoires de 4 couples, convenablement circonscrits, couvraient une surface moyenne de 4,2 ha (σ = 0,29). Le mâle célibataire que nous avons mentionné plus haut défendait une superficie de 2,5 ha.

Diaphorophyia castanea

Cet oiseau peut être qualifié de commun et s'inscrit parmi les plus abondants de la forêt. Au plateau de M'Passa, nous avons déterminé pendant le cycle 1976-77 une densité réelle de 42,3 couples au km^2. La fig. 64 illustre la répartition des paires cantonnées. On remarquera l'influence de la route percée en forêt sur la délimitation des territoires. À propos de ces derniers, on remarquera les chevauchements plus ou moins importants des domaines á mesure qu'on se rapproche des lisiéres : voici un cas précis oú l'introduction de la notion de dominance sociale s'impose dans la définition de la territorialité. Nous reviendrons ailleurs lá-dessus. Nous avons cherché si l'on retrouvait chez cette espéce les particularités (zones de densité différente) mentionnées á propos de *Stizorhina fraseri*. Les couples 55 á 85 conduisent á une densité de 42,2 couples/100 ha, nombre trés voisin de celui que l'on obtient pour le reste de la surface : 43,1 couples/100 ha. Toutefois, si l'on calcule la densité en ne retenant que les couples bien éloignés des lisiéres, pour diminuer l'effet de concentration et obtenir une meilleure estimation de l'abondance réelle en forêt naturelle, on arrive á une valeur de 36,8 couples au km^2. Il est donc évident que la mise en place du laboratoire de M'Passa, avec les défrichements et les aménagements effectués, a eu une grande incidence sur l'avifaune.

La superficie moyenne des domaines est de 2,44 ha (N = 64, σ = 0,26). On remarque toutefois que les cantons établis dans les zones oú la végétation peut être qualifiée de secondaire par sa physionomie sont un peu plus grands : 2,8 ha (N = 6, σ = 0,15) que ceux délimités en forêt : 2,4 ha (N = 58, σ = 0,24).

La fig. 64 montre la distribution des couples relevée lors du cycle 1973-74, quand nous ne couvrions toutefois pas encore toute la zone d'étude. La densité était alors de 42,1 couples au km^2, valeur pratiquement identique á celle de 1976-77 (43,1 couples) ce qui prouve qu'elle est restée sensiblement constante durant notre période d'étude et montre combien l'espéce sature son milieu. Bien qu'il existe quelques différences au niveau des couples situés en lisiére du grand défrichement, la localisation des domaines demeure assez constante entre les deux périodes, ce qui souligne aussi la stabilité du peuplement. La surface moyenne de ces domaines est d'ailleurs identique en 1973-74 á celle de 1976-77 : 2,45 ha (N = 45, σ = 0,30) calculée sur l'ensemble ; 2,8 ha (N = 6, σ = 0,28) en milieu secondaire et 2,4 ha (N = 39, σ = 0,26) en forêt.

Nous n'avons pas de données précises sur les fluctuations de la densité selon les types de formations secondaires fréquentées par l'espéce. Manifestement elle diminue fortement á mesure que l'on progresse depuis les derniers stades de la régénération forestiére postculturale jusqu'á la brousse arborescente á Parasoliers et *Aframomum* : elle passe d'une valeur voisine de celles que nous venons de mentionner á une autre comprise entre 20 et 25 couples au km^2. La surface des domaines augmente d'ailleurs en conséquence ; dans la forêt de Parasoliers nous avons vu des couples circuler sur des superficies dépassant 4 ha.

Diaphorophyia tonsa

L'espéce étant liée à la grande forêt naturelle ou du moins aux stades ultimes de la reconstitution forestiére postculturale, nous avons estimé son abondance sur les quadrats de M'Passa. La fig. 65 illustre la répartition des divers couples présents lors du cycle 1976-77 quand nous avions alors une grande expérience des vocalisations de cet oiseau qui, curieusement, passe pour rarissime dans la littérature ornithologique. Nul doute que sa localisation dans les hauts niveaux de l'étagement végétal, sa remarquable similitude de coloration avec *D. castanea* et l'absence de données acoustiques précises (seules existaient les quelques transcriptions phonétiques de Marchant 1942) aient été responsables de cette opinion erronée. Nos dénombrements conduisent á une densité réelle de 13,7 couples pour 100 ha sur l'ensemble de la zone d'étude. Comme pour *D. castanea* nous constatons une nette tendance des couples á se cantonner le long de la saignée effectuée lors de l'établissement d'une piste carrossable et l'effet de lisiére ainsi entraîné : concentration des couples et chevauchement des domaines. On remarquera aussi que la

Source : MNHN, Paris

FIG. 64. — Distribution des couples de *Diaphorophyia castanea* au plateau de M'Passa : en 1973-74 (en haut) et en 1976-77 (en bas).

Source : MNHN, Paris

FIG 65. — Distribution des couples de *Diaphorophyia tonsa* au plateau de M'Passa · en 1973-74 (en haut) et en 1976-77 (en bas).

Source : MNHN, Paris

densité du peuplement n'est pas régulière sur toute la zone puisque les paires 2 á 16 conduisent á une abondance de 13,1 couples au km² contre 17,2 pour les autres.

Cette différence de densité s'accompagne d'une variation inverse de la taille moyenne des domaines : 6,4 ha (N = 13, σ = 0,66) contre 5,8 ha (N = 9, σ = 0,64), différence significative (P = 0,03 d'aprés le test U de Mann-Whitney). Sur l'ensemble de la zone d'étude, la surface des cantons varie de 4,9 á 7,4 ha (moyenne 6,4 ; σ = 0,70 ; N = 22).

La fig. 65 montre la répartition des couples cantonnés lors du cycle 1973-74. Bien que la surface inventoriée ait été légérement supérieure á celle de 1976-77, on obtient exactement la même densité dans les deux cas : 13,1 couples au km². On remarquera aussi l'excellente correspondance qui existe entre les deux relevés quant á la localisation des divers couples, indice d'une grande stabilité dans le temps du peuplement.

Diaphorophyia blissetti chalybea

Nous avons déjá insisté sur l'instabilité du peuplement de cet oiseau, liée á la trés rapide évolution des milieux fréquentés. C'est ainsi que nous n'avons jamais retrouvé d'un séjour á l'autre les individus bagués et ceci en dépit du fait que l'espéce se détecte bien par ses vocalisations et répond de manière très démonstrative aux repasses d'enregistrements des cris et des chants. La fig. 66 illustre la distribution des couples cantonnés au plateau de M'Passa, dans les zones du défrichement laissées en régénération forestière. Nous rappellerons que le défrichement remonte á 1968. On remarquera la diminution du nombre des couples en 1974. Nous n'en vîmes ni entendîmes aucun durant notre séjour du 10 janvier au 7 avril 1975. Par la suite, entre le 5 juin et le 3 septembre 1976, puis entre le 18 décembre 1976 et le 24 mars 1977, nous n'eûmes que peu de contacts (3 et 5 respectivement), indiquant la présence d'oiseaux (2 couples ?) dans les mêmes secteurs qu'en 1974. Ceci va dans le sens de nos observations ailleurs dans les formations secondaires qui montrent que cet oiseau n'est en fait bien représenté (jusqu'á 13,5 couples au km²) que dans la brousse arborée á Parasoliers et Euphorbiacées, et surtout dans la jeune brousse arborescente á Parasoliers et *Aframomum*, sa densité diminuant trés sensiblement (8-9 couples au km²) dans les stades plus âgés. Dans les zones cultivées, une densité plus globale que réelle, en raison de la forte hétérogénéité du milieu, de 7,1 couples au km², obtenue sur notre terrain de M'Bés, nous paraît une estimation convenable.

La superficie des domaines vitaux est fort variable : de 5,5 à 10,2 ha (N = 7, moyenne : 8,6 ha, écart-type : 1,49 ha). Les plus petits nous ont paru associés aux brousses arborées et arborescentes jeunes, les plus grands aux formations végétales plus évoluées (vieille brousse arborescente et jeune forêt secondaire).

Diaphorophyia concreta

L'espéce étant liée á la grande forêt, nous avons pu estimer son abondance sur les quadrats du plateau de M'Passa. Cependant, en raison de sa densité relativement faible, de sa discrétion et surtout de notre acquisition tardive d'une bonne connaissance de ses vocalisations, nous n'avons réellement pu mener á bien une cartographie des couples cantonnés que lors du cycle 1976-77 quand tous furent marqués avec des bagues de couleur. La fig. 67 illustre la répartition de ces couples. Pour l'ensemble forestier de la zone d'étude nous obtenons une densité de 3,9 couples pour 100 ha. Si le milieu est effectivement saturé, il est clair que sur la fig. 67 que la densité n'est pas partout la même. Si nous considérons la partie de forêt habitée par les couples 1 á 3, la densité tombe à 2,6 couples au km². En revanche, pour la zone regroupant les couples 4 á 10, elle s'éléve á 6,4 couples au km². Pour les raisons évoquées plus haut á propos de *Stizorhina fraseri*, des effets de lisiére et de remaniement forestier sont à craindre. Aussi la densité de 5,1 couples pour 100 ha, obtenue á partir des couples 5 á 10, en s'éloignant du bord de route, est-elle vraisemblablement plus représentative de l'abondance réelle de *D. concreta* en grande forêt.

L'étendue des domaines vitaux varie presque du simple au double, de 12,2 á 21,4 ha (N = 7 ; moyenne : 17,0 ha, σ = 3,74). Dans la zone de faible densité, ils sont significativement plus grands : 20,1 á 21,4 ha (N = 3 ; $\bar{x}$ = 20,8 ; σ = 0,65) que dans celle d'abondance supérieure : 12,2 á 16,6 ha (N = 4 ; $\bar{x}$ = 14,3 ; σ = 1,93). Les domaines des couples 1, 2, 5 et 7 situés en grande forêt non remaniée, conduisent á une valeur moyenne de 18,1 ha (σ = 2,77).

Erythrocercus mccalli

Cet oiseau vit en groupes aussi, comme pour *Fraseria ocreata*, la densité des territoires n'est-elle pas assimilable á une densité de couples cantonnés. La petite taille des oiseaux, mais surtout leur extrême mobilité et leur localisation dans les feuillages des niveaux supérieurs de l'étagement forestier rendent difficiles les comptages d'individus qui composent ces groupes. Comme nous le verrons

Source : MNHN, Paris

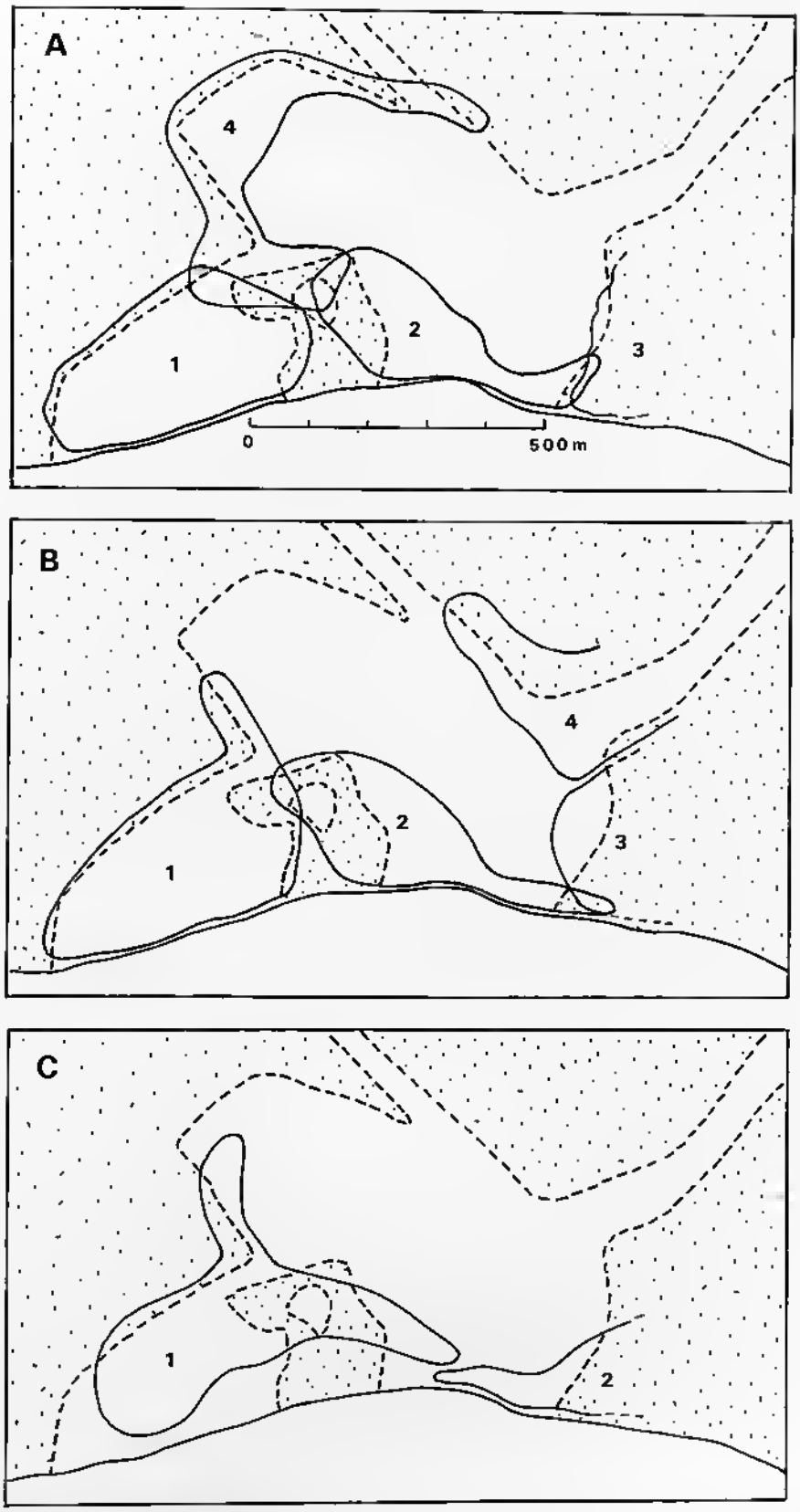


FIG. 66. — Distribution des couples de *Diaphorophyia blissetti chalybea* au plateau de M'Passa (forêt en pointillé) : entre le 27.10.1972 et le 29.1.1973 (A) ; entre le 8.9 et le 7.12.1973 (B) ; entre le 22.2 et le 21.5.1974 (C).

Source : MNHN, Paris

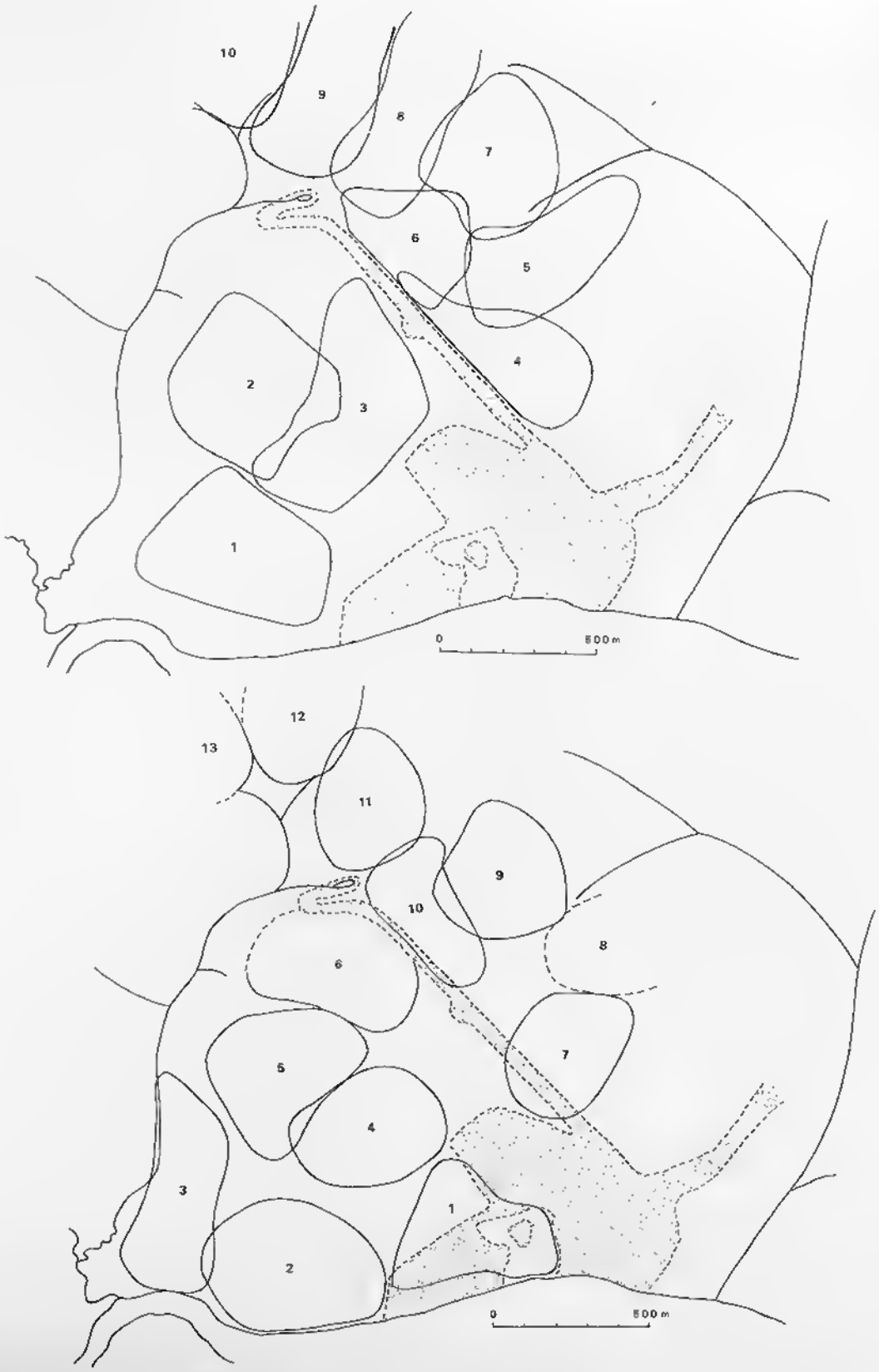


FIG. 67. Distribution des couples de *Diaphorophyia concreta* (en haut) et des groupes d'*Erythrocercus mccalli* (en bas) au plateau de M'Passa

Source : MNHN, Paris

plus loin, nous obtenons davantage d'estimations que de nombres exacts.

La fig. 67 illustre la répartition des divers groupes présents sur les quadrats de la forêt du plateau de M'Passa lors du cycle 1976-77. Précisons que les données recueillies sur la distribution des groupes durant nos autres séjours s'insèrent parfaitement dans ce schéma, traduisant ainsi une certaine stabilité de l'abondance et des limites territoriales des groupes durant notre période d'étude. Si nous considérons l'ensemble des groupes localisés, nous obtenons une densité de 5,2 groupes au km^2. Toutefois, chez cette espèce également, nous observons des différences de concentration des groupes : 6,1 pour 100 ha pour les groupes 7 à 13 contre 4,7 pour 100 ha pour les groupes 1 à 6.

Nous pouvons faire intervenir le nombre d'individus par groupe. Lors du cycle 1976-77, nous arrivons á une valeur moyenne de 5,1 (N = 13, σ = 1,19) sur la zone étudiée. Plutôt que d'utiliser cette donnée moyenne il est plus réaliste de prendre en compte l'effectif de chacun des groupes intervenant dans le calcul des densités. Ainsi, pour l'ensemble, nous obtenons 27,5 individus au km^2. La différence mentionnée plus haut se trouve atténuée : 26,4 ind./100 ha pour les groupes 1 á 6 et 29,6 ind./100 ha pour les groupes 7 à 13. C'est-á-dire que, compte-tenu des imprécisions dans les dénombrements, nous pouvons admettre une densité moyenne de 30 individus au km^2.

Les domaines vitaux, qui sont en fait des territoires, ont des surfaces trés variables : 10 á 19 ha ($\bar{x}$ = 13,8 ; σ = 2,64 ; N = 9). Nos données suggèrent une corrélation positive entre la superficie des domaines et l'effectif des groupes (fig. 68), toutefois, cette corrélation n'apparaît pas nettement significative (r_s de Spearman = + 0,58 pour N = 9 ; á P = 0,05, r_s = 0,60), vraisemblablement en raison de la trop petite taille de nos échantillons.

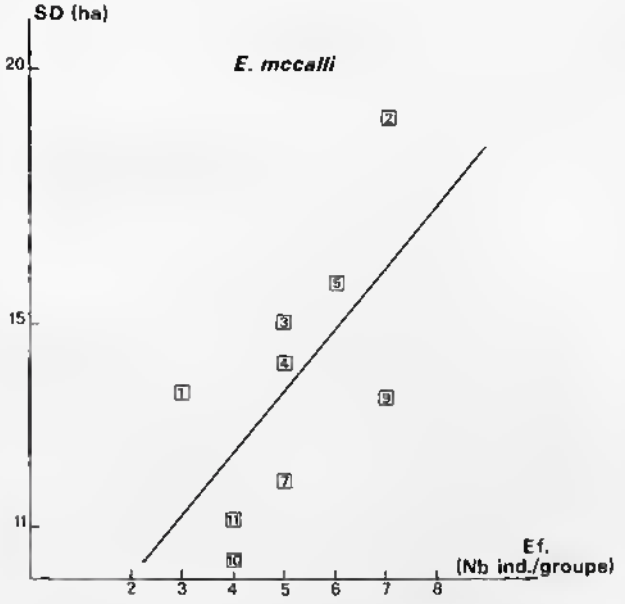


FIG. 68. — Relation entre l'effectif des groupes (Ef) et la surface des domaines vitaux (Sd en ha) de ces groupes chez *Erythrocercus mccalli*. Les nombres correspondent aux groupes de la fig 67 bas

Elminia longicauda

Les remarques que nous avons faites á propos de *Platysteira cyanea* s'appliquent également à cette espéce qui, elle aussi, est liée au voisinage des lieux habités par l'homme : sa répartition n'est donc ni uniforme ni continue. Á l'exception des grosses agglomérations , les villages n'abritent en général qu'une petite bande de ces oiseaux dont l'unité sociale est constituée par le groupe. Cette espéce n'est donc pas abondante et son observation nécessite de la rechercher systématiquement sur le terrain. Ceci explique en partie pourquoi nous ne pouvons pas fournir des données quantitatives précises sur son abondance.

Sur notre zone d'étude en milieu anthropique, á M'Bés, nous obtenons une densité de 6,2 groupes au km^2 en ne retenant que les zones réellement occupées par l'espéce et 3,6 groupes au km^2 en considérant globalement l'ensemble des zones cultivées.

Manifestement les groupes se déplacent sur de grandes surfaces. La seule indication précise que nous ayons obtenue est celle de 12,1 ha pour le groupe régulièrement suivi á M'Bès lors du cycle 1976-77.

Trochocercus nigromitratus

Voici encore une espéce, purement forestiére cette fois, sur l'abondance de laquelle nous sommes mal renseignés. Comme nous l'avons souligné plus haut, elle est fort discréte et notre connaissance de ses vocalisations demeura, jusqu'en 1981 pratiquement nulle, du moins en ce qui concerne la population gabonaise. Or la détection des oiseaux, surtout en forêt équatoriale, s'effectue essentiellement á l'ouïe. Aussi, la répartition des couples de cette espéce, telle que nous l'avons perçue en 1976-77 (fig. 69) est, tout d'abord, peu précise et, d'autre part, vraisemblablement incomplète. Il nous est impossible de dire si le vide qui sépare les couples 1 et 2 des autres, est réel ou non. Remarquons que nos contacts avec *nigromitratus*, lors du cycle 1976-77, se situent essentiellement dans les zones oú l'effort de prospection fut intensifié par rapport au reste que nous connaissions bien, des années anté-

Source : MNHN, Paris

FIG. 69. — Distribution des couples de *Trochocercus nigromitratus* au plateau de M'Passa.

rieures. Si la solution de continuité dans la distribution des couples est réelle, nous obtenons une densité globale de 3,2 couples au km^2, contre 5,8 dans le cas contraire et en calculant sur les couples 3 à 7.

Nos observations de juin à septembre 1981 et de février à mai 1985 révèlent une occupation régulière du plateau de M'Passa conduisant à une estimation de 5 couples au km^2. Toutefois, nous devons souligner qu'en 1977 et 1985, le milieu a changé en ce sens que la forêt lianescente (voûte plus basse et discontinue, abondance accrue des nappes et rideaux de lianes) s'est considérablement développée sous l'action répétée des tornades, de sorte que la densité estimée en 1981 et 1985 ne correspond sans doute pas à ce qu'elle devait être entre 1972 et 1977.

Seul le domaine du couple n° 6 (oiseaux bagués) fut déterminé de manière satisfaisante et couvrait une surface de 13,8 ha. En 1981, pour deux autres couples nicheurs dont nous avons suivi les déplacements des adultes, nous arrivons à des estimations du même ordre de grandeur : 13 à 15 ha.

Trochocercus nitens

Nous avons déjà beaucoup insisté sur le fait que cet oiseau est inféodé aux denses et luxuriants rideaux de lianes. Ceux-ci étant bien représentés dans la forêt gabonaise, du moins dans celle que nous avons étudiée, la répartition des couples de *T. nitens* apparaît relativement régulière.

La fig. 70 (bas) illustre la distribution des couples cantonnés lors du cycle 1976-77. La saturation du milieu est évidente bien que des vides subsistent autour des couples 11 et 12. Ces vides sont liés à l'élagage du sous-bois pratiqué en 1978 dans cette zone (cf. le texte relatif à *Stizorhina fraseri*) qui

Source : MNHN, Paris

FIG. 70. — Distribution des couples de *Trochocercus nitens* au plateau de M'Passa en 1973–74 (en haut) et 1976-77 (en bas). La prospection avait été moins complète en 1973-74 dans la partie gauche et celle en haut à droite du plan.

Source : MNHN, Paris

avait été alors complètement délaissée par *T. nitens* (cf. fig. 70, haut). Calculée sur l'ensemble de la zone d'étude, l'abondance de l'espèce est de 21,8 couples au km^2. La différence entre les deux parties de forêt situées de part et d'autre de la route, nette pour certaines espèces, n'apparaît guére pour celle-ci : 21,4 couples/100 ha pour les couples 1 á 25, 22,6 couples/100 ha pour les couples 26 à 43.

La fig. 70 (haut) montre la répartition des couples lors du cycle 1973-74. Sur la zone inventoriée, la densité est de 19,3 couples au km^2. Cependant, si l'on ne tient pas compte de la surface oú le sous-bois a été artificiellement enlevé, on obtient une valeur de 29,6 couples au km^2, identique á celle que l'on trouve en 1976-77 sur la même zone qui, précisons-le, est très riche en chablis et en végétaux ligneux lianescents.

Les 13 domaines vitaux délimités de manière satisfaisante en 1976-77, recouvrent une surface moyenne de 3,3 ha (σ = 0,30). Nous ne décelons pas de variation significative selon que l'on considère la forêt de l'un ou de l'autre côté de la route. Cette superficie moyenne est pratiquement la même que celle que l'on obtient á partir des données de 1973-74 ($\bar{x}$ = 3,2 ha, σ = 0,39, N = 5). On remarquera aussi la bonne concordance qui existe dans la répartition des domaines des couples lors de deux cycles, indice d'une stabilité de la population.

Terpsiphone rufiventer

L'espèce ne niche pas et n'apparaît peut-être qu'accidentellement dans la région de Makokou, puisque nous ne l'avons observée que le 1er avril 1974 sur les quadrats du plateau de M'Passa. En dépit de recherches minutieuses, nous ne parvîmes pas á la retrouver les jours suivants. Il s'agissait manifestement d'un individu erratique. Vraisemblablement, comme *Megabyas flammulatus, T. rufiventer* est-il un migrateur qui ne se montrerait dans la région qu'á certaines périodes de l'année mais sous des effectifs relativement très faibles.

Terpsiphone viridis

En raison de la petite taille des parcelles cultivées et de la grande complexité de la mosaïque de stades évolutifs de régénération forestière qui en résulte, les densités que nous pouvons présenter pour cette espèce ne reflétent en fait que son abondance globale dans les milieux secondaires.

Sur la zone de culture étudiée á M'Bés, lors de chacun de nos séjours pendant le cycle de 1976-77, la densité était de 17,9 couples/100 ha. En fait, nos séances d'observations, réguliérement réparties mais espacées, sur les trois mois de chaque séjour, nous permettent seulement de dire que la densité n'avait globalement pas changé sur la zone d'étude. En réalité des variations s'étaient produites : couples se déplaçant ou disparaissant, d'autres les remplaçant...

En revanche, nous avons suivi de maniére beaucoup plus précise la répartition des couples installés dans le défrichement du laboratoire de M'Passa. La fig. 71 illustre la distribution des différents mâles cantonnés lors de nos divers séjours et les variations observées, au cours de chacun de ces derniers, dans le nombre et la disposition des cantons, qui notons-le, correspondent á des territoires. Rappelons que cette zone défrichée est réguliérement entretenue, du moins autour des laboratoires et des habitations qui en occupent la position centrale. Aussi ces débroussages entraînent-ils des redistributions de couples. Cependant, les remaniements de la végétation ne couvrent pas tout l'ensemble de la zone défrichée et de plus, n'ont lieu qu'une ou deux fois l'an. Les modifications apportées tant dans la distribution du couvert végétal que dans celle de l'avifaune, demeurent fort comparables á celles que l'on observe aux abords immédiats des villages ou dans les plantations réguliérement entretenues. Nous pensons donc que la remarquable instabilité des cantonnements qui apparaît sur la fig. 71 n'est pas particuliére au plateau de M'Passa. Il est même probable qu'une population de *T. viridis* se perpétue á M'Passa en raison même de ces débroussages épisodiques. En effet, il appert de la fig. 71 que le couple n° 1 en A_1 et B_t s'est ensuite déplacé et que, dès lors, aucun *viridis* n'a plus jamais niché dans cette zone qui fut laissée telle quelle après l'abattage des arbres en 1968. On remarquera que seul un mâle s'y est encore cantonné durant la saison séche 1976 (fig. 71, K_5) : il s'agissait d'un individu célibataire et de phénotype féminin.

Durant cette période d'étude, la densité a varié entre 11,1 et 18,5 couples au km^2. Nous retiendrons la valeur moyenne de 15,5 couples/100 ha, obtenue á partir tant de l'ensemble des estimations que de l'abondance moyenne lors de chaque séjour.

La fig. 71 montre aussi combien la surface des territoires varie au cours d'un même cycle. Nous ne discuterons pas ici les modalités d'utilisation du territoire chez cette espéce. Les estimations instantanées de superficie des domaines que schématise la fig. 71 conduisent á une surface moyenne de 5,1 ha (N = 62 ; σ = 1,55) ou, si l'on ne tient pas compte des mâles célibataires : 5,2 ha (N = 59 ; σ = 1,48).

Il est intéressant de regarder comment varie la surface des territoires en fonction du type de coloration (cf. fig. 9) de leur propriétaire. C'est ce que résume le tableau ci-dessous :

Source : MNHN, Paris

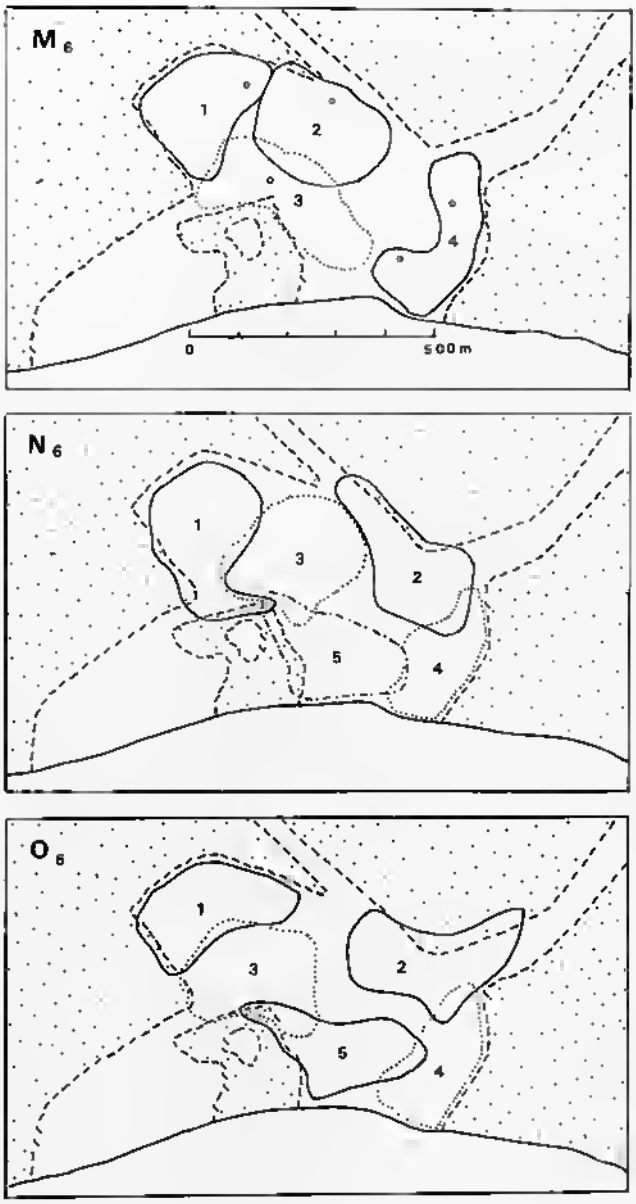


FIG. 71. — Répartition des mâles *T. viridis* cantonnés lors de nos divers séjours dans la zone défrichée du plateau de M'Passa.

Les chiffres 1 à 6, placés en indice des lettres, désignent les divers séjours. La numérotation des divers mâles cantonnés a été faite séjour par séjour. Ainsi le n° 3 de A_1 est le même individu qu'en B_1 et en C_1. Les cercles (o) indiquent les nids suivis.

A : 8.11-10.12.72 ; B : 11-31.12.72 ; C : 1-28.1.73.
Types de coloration des ♂♂ (cf. fig. 9) : 1 = 10 ; 2 = 5 ; 3 = 6 ; 4 = 4 ; 5 = 3 , 6 = 4.

D : 8-26.9.73 ; E : 27.9-31.10.73 ; F : 1.11-7.12.73.
Types de coloration des ♂♂ : 1 = 10 ; 2 = 6 ; 3 = 6 ; 4 = 3 ; 5 = 6 ; 6 = 9

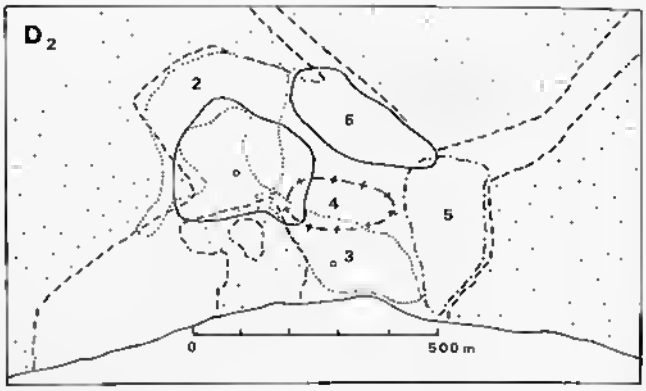
G : 22.2-9.3.74 ; H : 10.3-9.4.74 ; I = 10.4-18.5.74.
Types de coloration des ♂♂ 1 = 10 ; 2 = 6 ; 3 = 5 ; 4 = 4 ; 5 = 5.
Les ♂♂ 1 et 2 correspondent aux ♂♂ 1 et 2 du second séjour. Ne sont pas figurées les observations de ♂♂ non fixés (type 9 le 10.3 sur le territoire n° 4 ; type 10 le 27.4 en lisière, derrière le couple n° 2).

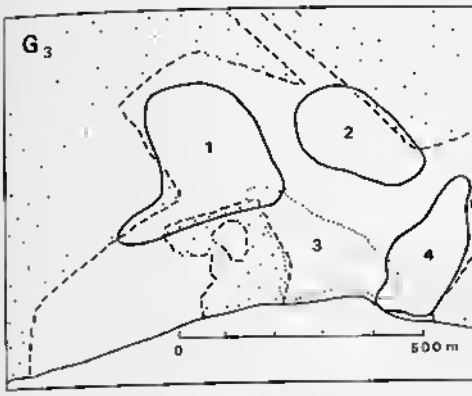
J : 10.1-7.4.75.
Types de coloration des ♂♂ : 1 = 6 ; 2 = 8 ; 3 = 6 ; 4 = 6
Le territoire n° 4 était occupé avant le 24.1 par un ♂ de type 2. En outre, un ♂ de type 1 fut observé du 29.3 au 2.4 sur le territoire n° 1. Il s'agissait d'un individu bagué au nid, dans ce même secteur, 16 mois et demi auparavant.

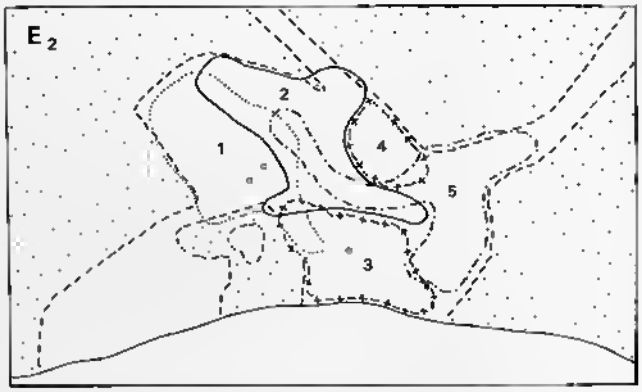
K : 5.6-3.8.76 ; L : 4.8-3.9.76.
Types de coloration des ♂♂ : 1 = 2 ; 2 = 5 , 3 = 8 ; 4 = 5 , 5 = 6 , 6 = 6.

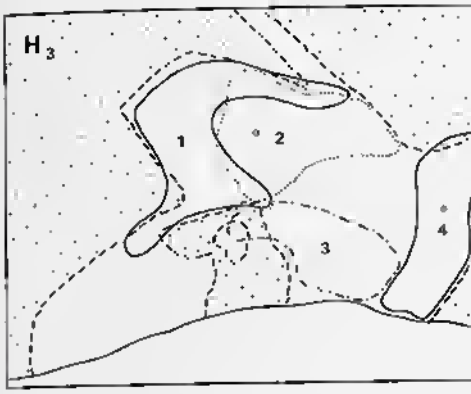
M : 18.12.76-15.1.77 ; N : 15.1-31.1.77 ; O : 1.2-23.3.77.
Types de coloration des ♂♂ : 1 = 9 ; 2 = 8 ; 3 = 5 ; 4 = 6 ; 5 = 8
Les mâles 2, 3 et 4 correspondent respectivement aux mâles 3, 2 et 5 du séjour précédent.

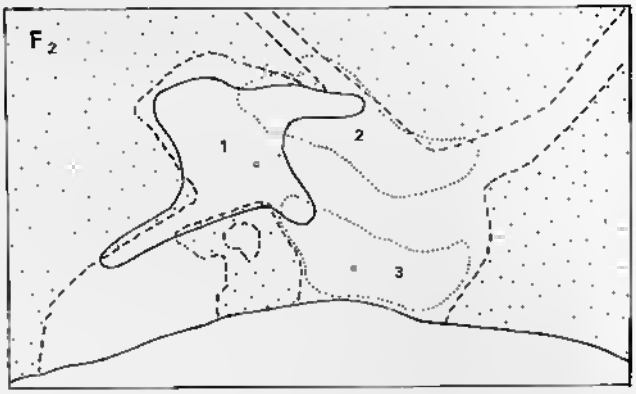
Source : MNHN, Paris

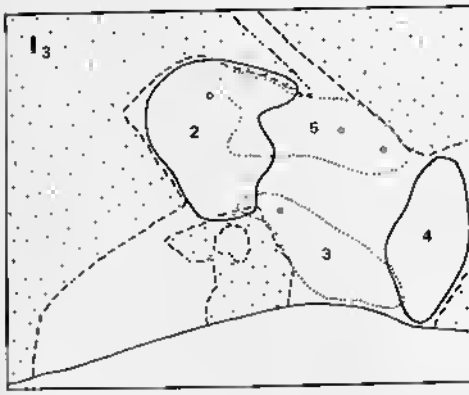












Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Types de coloration	N	Surface (moyenne et écart-type)
1 + 2	1	5,1 ha
3 + 4 + 5	18	4,3 ± 1,39 ha
6 + 7	23	5,2 ± 1,71 ha
8 + 9 + 10	20	5,6 ± 1,33 ha

Le calcul du coefficient de corrélation du rang de Spearman, pratiqué sur les 62 territoires de superficie connue et dont les mâles ont été identifiés quant á leur type de coloration, conduit á un r_s de + 0,37 ($P < 0,005$). Cela implique que plus les mâles sont « masculinisés », plus les surfaces défendues sont grandes. Nous reviendrons ultérieurement sur la signification biologique de cette remarque.

Terpsiphone batesi

Contrairement à la précédente, cette espéce est apparue trés stable dans ses cantonnements, du moins dans notre zone d'étude du plateau de M'Passa.

La fig. 72 illustre la répartition des couples cantonnés lors du cycle 1976-77. La densité 14,0 couples/km^2) est relativement bien homogéne sur l'ensemble de la zone analysée puisque nous obtenons des abondances de 14,6 et de 13,7 couples/km^2 respectivement pour les couples 2 à 19 et 20 á 30. On remarquera, indice de stabilité de la population cantonnée, la bonne concordance qui existe entre cette distribution des territoires et celle qui fut cartographiée lors du cycle 1973-74 (fig. 72) quand la densité était également de 14,0 couples/km^2.

Lors du cycle 1976-77, la surface moyenne d'un territoire était de 6,1 ha ($N = 22$; $\sigma = 0,62$). Il n'existait aucune différence selon que l'on considérait les surfaces correctement déterminées et occupées par les couples 1 á 17 ($N = 15$; $\bar{x} = 6,1$ ha ; $\sigma = 0,71$) ou celles des couples 20 à 28 ($N = 7$; $\bar{x} = 6,1$ ha ; $\sigma = 0,44$). En 1973-74, les 10 territoires délimités de maniére satisfaisante occupaient une surface individuelle moyenne de 5,8 ha ($\sigma = 0,99$) qui est exactement la valeur que l'on obtient en prenant les homologues de ces territoires en 1976-77.

On remarquera, en comparant les fig. 71 et 72 relatives aux deux *Terpsiphone*, combien est franc le remplacement de l'une et de l'autre espèce : elles ne cohabitent qu'en lisiére de forêt et encore, certaines relations d'exclusion spatiale existent entre-elles (Erard, á paraître). On notera aussi que, bien que *viridis* ait abandonné la zone défrichée laissée en régénération dés 1968, *batesi* ne s'y est pas encore installé comme nicheur (ni en 1981, ni en 1985), ne s'y livrant qu'à des incursions épisodiques, notamment lors des rondes plurispécifiques d'insectivores.

***

Le tableau XXIV récapitule, pour les diverses espéces de gobe-mouches, les valeurs moyennes de la densité exprimée en couples (ou groupes) par km^2 et de la superficie, en ha, des domaines vitaux. L'abondance telle que nous l'avons définie ne permet pas des calculs de biomasse car, ainsi que nous l'avons déjá á plusieurs reprises souligné, dans de nombreux cas l'unité sociale n'est pas le couple mais le clan familial ou le groupe. Nous reviendrons ultérieurement lá-dessus (Erard á paraître), dans un chapitre consacré á la vie sociale. Nous évoquerons alors aussi, la possibilité de l'existence d'une fraction flottante de la population (individus non nicheurs dont les domaines vitaux se superposent aux territoires des oiseaux reproducteurs). Cependant, nous pouvons déjà avancer que, compte tenu de la faible production des nicheurs, de la mortalité des jeunes supérieure à celle des adultes et du faible nombre d'oiseaux non cantonnés, les valeurs d'abondance que nous présentons reflètent des effectifs certes sous-évalués, si nous nous contentons de les doubler (nombre de couples × 2), mais comparables entre-eux et, surtout, donnent une image correcte de la répartition spatiale des unités sociales.

La fig. 73 met en corrélation la surface des domaines vitaux et la densité pour chacune des espéces de gobe-mouches gabonais, dans la mesure oú ces variables ont été quantifiées. Nous n'avons pas tenu compte de *Muscicapa cassini* ni de *Fraseria cinerascens* dont la distribution linéaire ne peut être ramenée á une unité de surface. Cette figure illustre la nette tendance sur laquelle nous avons déjá insisté, des espèces à saturer leur milieu. En effet, la plupart des points-espéces tombent au voisinage immédiat de la courbe (fonction inverse, ici linéarisée par double transformation logarithmique) de saturation théorique, établie en admettant que les couples occupent toute la surface disponible, ne laissant aucun espace libre entre eux. On remarquera toutefois que si les Platysteirinés (á l'exception cependant de *Batis minima* et, dans une moindre mesure, de *Diaphorophyia b. chalybea*) et les Monarchinés se répartissent bien sur tout l'espace disponible, ou peu s'en faut, les Muscicapinés en revanche (á l'exception d'*Artomyias fuliginosa*, de *Myioparus griseigularis*, de *Pedilorhynchus comitatus* et de *Stizorhina fraseri*) ne semblent pas occuper l'ensemble de leur habitat. Ceci n'est pas pour surprendre étant donné que les membres de cette sous-famille recherchent, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, les zones les plus ouvertes, tant dans les formations secondaires qu'en grande forêt :

Source : MNHN, Paris

FIG. 72. — Distribution des couples de *Terpsiphone batesi* au plateau de M'Passa : en 1973-74 (haut) et 1976-77 (bas).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXIV. — Récapitulatif de l'abondance et de la surface moyenne des domaines vitaux des diverses espèces de gobe-mouches dans le Nord-Est du Gabon.

Espèce	Abondance (Couples (c) ou groupes (g.) par 100 ha) P = Présent en petit nombre	Surface des domaines (en ha)
M. striata	P	?
M. cassini	0,5 c./km de rive	3
M. sethsmithi	8 c.	7,5
M. epulata	5 c.	6
M. olivascens	2,1 c.	20
M. caerulescens	3 c.	20
M. griseigularis	5,8 c.	19
M. plumbeus	1,8 c.	35
P. comitatus	12,5 c.	7,2
A. fuliginosa	2,1 c.	40,6
S. fraseri	22,2 c.	4
F. ocreata	2,1 g.	29,5
F. cinerascens	7 c./km de rive	1,4
H. violacea	P	8
M. flammulatus	P	?
B. musicus	2,15 c.	42,2
B. minima	1-1,5 c.	*ca* 20
B. poensis	3,2 c.	27,1
P. cyanea	21,9 c.	4,2
D. castanea	42,3 c.	2,4
D. lonsa	13,7 c.	6,4
D. b. chalybea	7-9 c.	8,6
D. concreta	5,1 c.	18,1
E. meeallii	5,2 g.	13,8
E. longicauda	6,2 g.	*ca* 12
T. nigromitratus	5,8 c.	*ca* 14
T. nitens	21,8 c.	3,3
T. rufiventer	P	?
T. viridis	15,5 c.	5,1
T. batesi	14 c.	6,1

leur répartition est donc de ce fait discontinue. On comprend aussi que *D. b. chalybea* ne sature pas son milieu en raison de sa fréquentation des parties les plus denses de la végétation (voir plus haut). Quant à *Batis minima*, il paraît lié á un type architectural de milieu peu représenté dans la région de Makokou, sinon dans des stades de transition lors de la reconstitution forestière, d'oú sa distribution trés irréguliére. D'une maniére générale, le degré de saturation est relativement fort en grande forêt ; dans les formations secondaires, en revanche, il est moindre (fig. 73). Nous n'avons trouvé dans la littérature que le travail de Morse (1976) qui oppose, en un point donné, les densités d'un groupe d'espèces à la surface moyenne de leurs territoires. L'étude de Morse porte sur 4 *Dendroica* (Parulidés) dans les forêts de conifères du Maine aux États-Unis. Les données qu'il présente sur sa fig. 4 témoignent de degrés de saturation faibles, comparables á ceux observés pour *B. minima* ou *M. epulata*.

Nous avons aussi maintes fois, dans les pages précédentes, insisté sur la grande stabilité des populations au cours des années d'étude, du moins dans la grande forêt oú nous avions beaucoup de données comparatives. Cette remarquable absence de fluctuations importantes de densité et cette saturation du milieu laissent présager que sont réunies lá des conditions favorables à orienter les modalités du développement démographique vers ce qui est communément appelé la sélection « K » (Pianka 1970, 1972 ; Blondel 1976, 1979). Nous reviendrons lá dessus dans le second volume de ce travail.

Les densités que nous avons obtenues corroborent, dans le cas des gobe-mouches, les vues actuelles sur la structuration des peuplements d'oiseaux forestiers tropicaux et équatoriaux, un grand nombre d'espéces spécialistes comptant chacune peu d'individus.

En fait, des chiffres précis sur les abondances spécifiques absolues dans les forêts équatoriales n'ont pas été publiés. La littérature, á notre connaissance, ne révéle que des informations relatives. Les abondances sont exprimées par des indices calculés essentiellement d'aprés les captures d'oiseaux effectuées á l'aide de filets japonais tendus surtout dans le sous-bois (Brosset 1966, Karr 1971, Lovejoy 1975, Novaes 1969, 1970, 1973, Zimmerman 1972). Parfois, les auteurs ont combiné les données des piégages à celles du report sur plan des observations visuelles (Brosset 1971a, Karr 1976). Ce sont ces auteurs qui nous intéressent car ils traitent des forêts africaines. Brosset fournit des

Source : MNHN, Paris

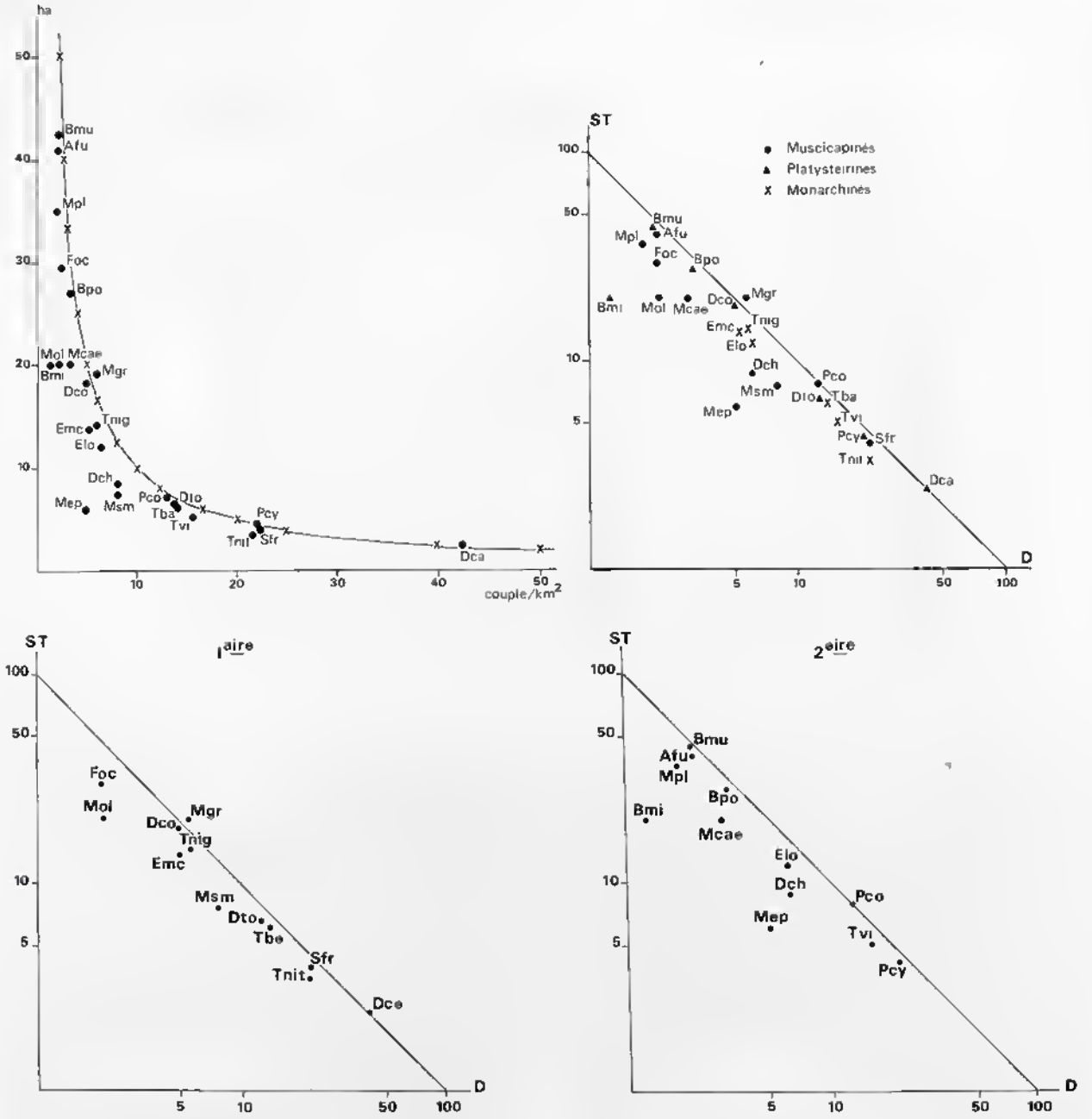


FIG. 73. — En haut : relation entre la surface des domaines vitaux (ST, en ha) et la densité (D, en couples par km²) chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon (données du plateau de M'Passa). À gauche : échelle linéaire, à droite : échelle logarithmique. Ont été tracées la courbe et la droite correspondant à la saturation du milieu (occupation complète du terrain, sans recouvrement des domaines). En bas : même chose mais en séparant les données de forêt primaire (à gauche) de celles des formations secondaires (à droite).

informations sur les Pycnonotidés de notre zone d'étude ; il reconnaît lui-même ne pouvoir donner que des ordres de grandeur mais les valeurs qu'il propose apparaissent fort raisonnables. Les densités des bulbuls (à l'exception bien sûr d'*Andropadus latirostris* très abondant mais dont une grande partie de la population est mouvante, Brosset 1981) sont faibles mais, dans l'ensemble, plus élevées que celles des gobe-mouches. Bien que ni Brosset ni nous-même n'ayons encore complètement analysé toutes les notes accumulées sur les oiseaux de la région de Makokou (cf. Brosset et Erard 1986),

Source : MNHN, Paris

nous pouvons avancer que les espèces dont l'abondance atteint les 20 couples au km² s'inscrivent parmi les oiseaux forestiers sédentaires (ceci pour éviter *Psittacus, Lamprocolius* et *Ixonotus*, frugivores très abondants mais très erratiques) les plus communs. En fait, n'abondent réellement que le bulbul *Andropadus latirostris* et le souïmanga *Nectarinia (= Cyanomitra) olivacea*, suivis par les bulbuls *Phyllastrephus icterinus* et *Bleda eximia*, ainsi que par le souïmanga *Anthreptes fraseri*. Les données de Karr concernent une forêt tropicale du Libéria. L'auteur donne des densités en couples/40 ha mais paraît avoir surtout mis l'accent sur les captures au filet, de sorte que les nombres qu'il propose font suspecter des estimations grossières plutôt que des valeurs absolues. Ceci est dommage car de fortes différences transparaissent dans les abondances des gobe-mouches entre le Gabon et le Libéria. Ainsi, Karr mentionne *Muscicapa olivascens* dans le vieux secondaire (« late shrub »), non pas en forêt, avec une densité de 45 couples au km². Les abondances de *Megabyas flammulatus* et de *Trochocercus nigromitratus* sont également remarquables : respectivement 20 et 30 couples au km² en forêt. Les valeurs pour *Trochocercus nitens* (20 couples/km²) et *Diaphorophyia castanea* (40 couples/km²) en forêt, en revanche, s'accordent bien avec les nôtres. Il est bon à propos de cette dernière espèce de rappeler qu'au Libéria elle n'est en présence, en forêt, que de *D. concreta* puisque *D. tonsa* n'habite que le bloc congolais. On remarquera donc la densité de 30 couples au km² que Karr attribue à *concreta*. Il serait intéressant de confirmer cette valeur qui s'oppose radicalement à celle du Gabon où *concreta, castanea* et *tonsa* doivent se partager l'espace forestier. Autre différence, dans le vieux secondaire et en forêt, seul *Terpsiphone rufiventer* est signalé au Libéria sous des densités de 50 à 60 couples/km², où il occupe apparemment la place de *T. batesi* mais avec une abondance bien supérieure. Ces différences sont-elles à mettre en rapport avec celles de la structuration des peuplements ? Karr ne mentionne que 11 espèces de gobe-mouches sur ses terrains d'étude au Libéria (peut-être seulement 10 car son *M. griseopyga* (dans les Muscicapidae p. 480) est bien énigmatique et paraît un lapsus pour *Hirundo griseopyga*) alors que l'on pourrait s'attendre à plus du double (23 à 25 en se référant à l'atlas de Hall et Moreau 1970). Notons que Karr n'a travaillé que sur 2,44 ha de forêt pendant un mois et demi et sur 2,16 ha de brousse arborescente à Parasoliers durant trois semaines. On ne peut donc que s'interroger, avec Vuilleumier (1978), sur la représentativité des richesses spécifiques déterminées à la suite de brefs séjours dans des milieux tropicaux occupés par une avifaune si fortement diversifiée. De plus, que penser des densités établies sur des surfaces aussi restreintes sans qu'ait été prise en considération la superficie des domaines vitaux, toujours grande chez les espèces forestières ? Dans ces conditions, il serait vraiment hasardeux de prétendre tirer quelque conclusion d'une comparaison entre le peuplement de gobe-mouches gabonais et le libérien.

Les abondances des gobe-mouches gabonais, dont seulement 27 % des espèces atteignent les 10 couples au km² nous paraissent assez bien refléter l'éventail des densités des oiseaux forestiers équatoriaux, du moins des passereaux insectivores. En revanche, de telles valeurs, s'inscriraient parmi les faibles densités sur l'échelle des abondances spécifiques en forêt tempérée : voir par exemple les résultats mentionnés en Europe par Ferry et Frochot (1965, 1968, 1970), ou par Le Louarn (1970), par Lemée (1978), ou par Glowacinski et Järvinen (1975), Weiner et Glowacinski (1975) ou encore, en Amérique du Nord, par Johnston et Odum (1956) ou par MacArthur et MacArthur (1961) ou, dans les forêts d'Eucalyptus australiennes par Loyn (1980).

Si maintenant nous comparons ces densités des gobe-mouches gabonais à celles des Muscicapinés européens, nous remarquons que ceux-ci ne sont guère plus abondants que ceux-là. Ainsi, *Muscicapa striata* a des densités (en couples au km²) de 2 en vieille futaie de chêne bourguignonne (Ferry et Frochot 1970), de 5,2 dans la cistaie et le maquis très bas corses, mais de 18,4 dans les peuplements âgés de chênes verts (Blondel 1979), de 10 en chênaie parisienne (Le Louarn 1970), de 30 à 50 dans les parcs et les bois clairs de feuillus suisses (Eggenberger *in* Glutz von Blotzheim 1962, Wartmann 1980), de 14 dans les vieilles forêts de pins finlandaises (Glowacinski et Järvinen 1975) mais de 23,5 dans les formations décidues (Sorjonen 1980). Les gobe-mouches noir et à collier (*Ficedula hypoleuca* et *F. albicollis*) habitent, sous des densités de 20 à 40 couples au km², les forêts britanniques, polonaises ou finlandaises (Edington et Edington 1972, Weiner et Glowacinski 1975, Sorjonen 1980, voir aussi Lack 1966, Lundberg *et al.* 1981), bien que Glowacinski et Järvinen (1975) fassent état de densités équivalentes à 108-128 couples/100 ha pour *F. albicollis* dans des vieilles forêts de chêne-charme en Pologne [1]. Rappelons qu'en raison de leur dépendance des cavités pour leur reproduction, les *Ficedula* ont eu, en maints endroits, leurs populations accrues artificiellement (jusqu'à des densités

1. Cependant, en forêt de Bialowieza, Tomialojc *et al.* (*Acta Ornithologica* 1984, 20 : 241-310) ne donnent que des densités de 4,5 à 6,9 couples/10 ha selon les parcelles.

Source : MNHN, Paris

de 25 couples de Gobe-mouches noirs sur 3 ha en Suisse, Wartmann 1980, et même davantage cf. Lundberg *et al.* 1981) par la pose de nichoirs.

En revanche, les Muscicapinés, Pachycéphalinés et Monarchinés d'une forêt mixte d'eucalyptus australienne (Loyn 1980) sont, dans l'ensemble, plus abondants que leurs homologues gabonais. De même, les « gobe-mouches », Tyrannidés, forestiers nord-américains se présentent, eux aussi, sous des densités plus importantes : voir les données sur *Myiarchus crinitus* (Johnston et Odum 1956, MacArthur et MacArthur 1961), *Empidonax virescens* et *Contopus virens* (les mêmes et Shugart et James, 1973), *E. minimus* (Saunders 1936, MacQueen 1950, Breckenridge 1956, Sherry 1979, Holmes *et al.* 1979), *E. hammondii, E. difficilis* et *Contopus sordidulus* (Beaver et Baldwin 1975), *Nuttallornis borealis* (MacArthur et MacArthur 1961).

Sans aborder pour l'instant les problèmes liés à la territorialité chez les gobe-mouches gabonais, nous pouvons dès maintenant examiner la variation de la surface moyenne des domaines vitaux selon les espèces. Des relations exponentielles positives ont été établies entre la superficie des domaines ou des territoires de type A (au sens de Nice 1941 et de Hinde 1956 ; c'est-à-dire où leurs propriétaires se reproduisent et s'alimentent) et le poids des animaux (voir Armstrong (1965), Schoener (1968), Verner (1975), Baker et Mewaldt (1979) et Jenkins (1981) pour les oiseaux ; McNab (1963), Harestad et Bunnell (1979) pour les lézards). En fait, cette corrélation n'existe que si l'éventail des tailles des animaux pris en considération est large. Ainsi, nous n'avons décelé aucune relation significative entre les poids des divers gobe-mouches gabonais et la surface de leurs domaines respectifs. Wiens et Rotenberry (1980) font la même constatation quand ils ne considèrent que les petites espèces (10 à 30 g) ou que les grandes (90 à 120 g), dans leurs peuplements d'oiseaux de prairies et de steppes arbustives, en revanche, ils obtiennent une corrélation positive et significative lorsqu'ils mêlent les deux catégories. Partant du fait que, somme toute, le territoire occupe plutôt un volume qu'une surface dans l'espace forestier, nous avons cherché une éventuelle corrélation entre la taille des gobe-mouches et le produit de la surface (en m^2) du domaine vital par l'amplitude (en m) de l'utilisation verticale du milieu. Aucune relation significative n'est apparue. En revanche, les espèces localisées dans les plus hauts niveaux de la végétation montrent une propension à circuler sur les domaines vitaux les plus étendus. De fait, nous avons trouvé une corrélation linéaire positive et significative entre la surface moyenne des domaines vitaux spécifiques, ST, et la hauteur moyenne à laquelle on trouve chaque espèce dans la végétation, H, (calculée sur l'année) : $ST = 0{,}8142\ H + 1{,}9696$ ($r_s = 0{,}66$, $P < 0{,}001$). Toutefois, si nous séparons les diverses sous-familles, la corrélation ne demeure hautement significative que pour les Muscicapinés ($r_s = 0{,}92$, $P < 0{,}001$), nous obtenons en effet des r_s non significatifs de 0,52 pour les Platysteirinés et de 0,09 pour les Monarchinés. Les constatations que nous venons d'énoncer demeurent identiques (fig. 74) si l'on prend les barycentres de la localisation verticale calculés (cf. Daget 1977) d'après les données du tableau XX. Si maintenant, nous opérons une distinction entre les espèces inféodées à la grande forêt naturelle et celles qui habitent les formations secondaires (fig. 74) nous remarquons que la corrélation, toujours positive, n'est significative que pour ces dernières : $ST = 1{,}162\ H - 2{,}85$ ($r_s = 0{,}96$; $P < 0{,}001$). En analysant par sous-famille, la corrélation ne demeure, ici encore, significative que pour les Muscicapinés tant en forêt naturelle ($ST = 1{,}069\ H - 2{,}31$; $r_s = 0{,}93$; $P < 0{,}01$) que dans le secondaire ($ST = 1{,}671\ H - 9{,}793$; $r_s = 0{,}90$; $P < 0{,}05$). Il est bon de préciser que nous n'avons décelé aucune corrélation entre la taille des oiseaux et leur localisation verticale. Au moins dans les formations secondaires, la corrélation établie en prenant en compte toutes les espèces pourrait s'expliquer par le degré d'ouverture croissant de la végétation à mesure que l'on considère des strates de rang de plus en plus élevé (les arbres de 50 m sont beaucoup plus disséminés que ceux de 30 m, lesquels le sont plus que ceux de 20 m...). Il est cependant piquant de relever que les meilleures corrélations s'obtiennent avec les Muscicapinés qui, comme nous l'avons vu plus haut, chassent principalement à l'affût les insectes volants qui circulent dans les grands espaces libres. On remarquera également que, parmi les espèces localisées dans les niveaux supérieurs, s'inscrivent précisément celles qui montrent la plus forte tendance à chasser dans les feuillages des couronnes (*F. ocreata, M. plumbeus*). Il semblerait donc bien qu'en fait, la surface des domaines vitaux soit directement liée aux disponibilités en insectes volants et que ceux-ci seraient, en relation avec les gradients verticaux thermiques et hygrométriques (voir en particulier les remarques de Taylor 1963, de Janzen et Schoener 1968 et de Janzen 1973) auxquels nous avons fait allusion dans la présentation physique du milieu, plus abondants dans les espaces libres du sous-bois que dans ceux de la strate des émergents. Remarquons au passage que ceci expliquerait peut-être les abondances relativement faibles des insectivores aériens stricts comme les Hirondelles ou les Martinets.

Densité et surface des territoires variant en fonction inverse l'une de l'autre, il n'est donc pas surprenant que les territoires des gobe-mouches

Source : MNHN, Paris

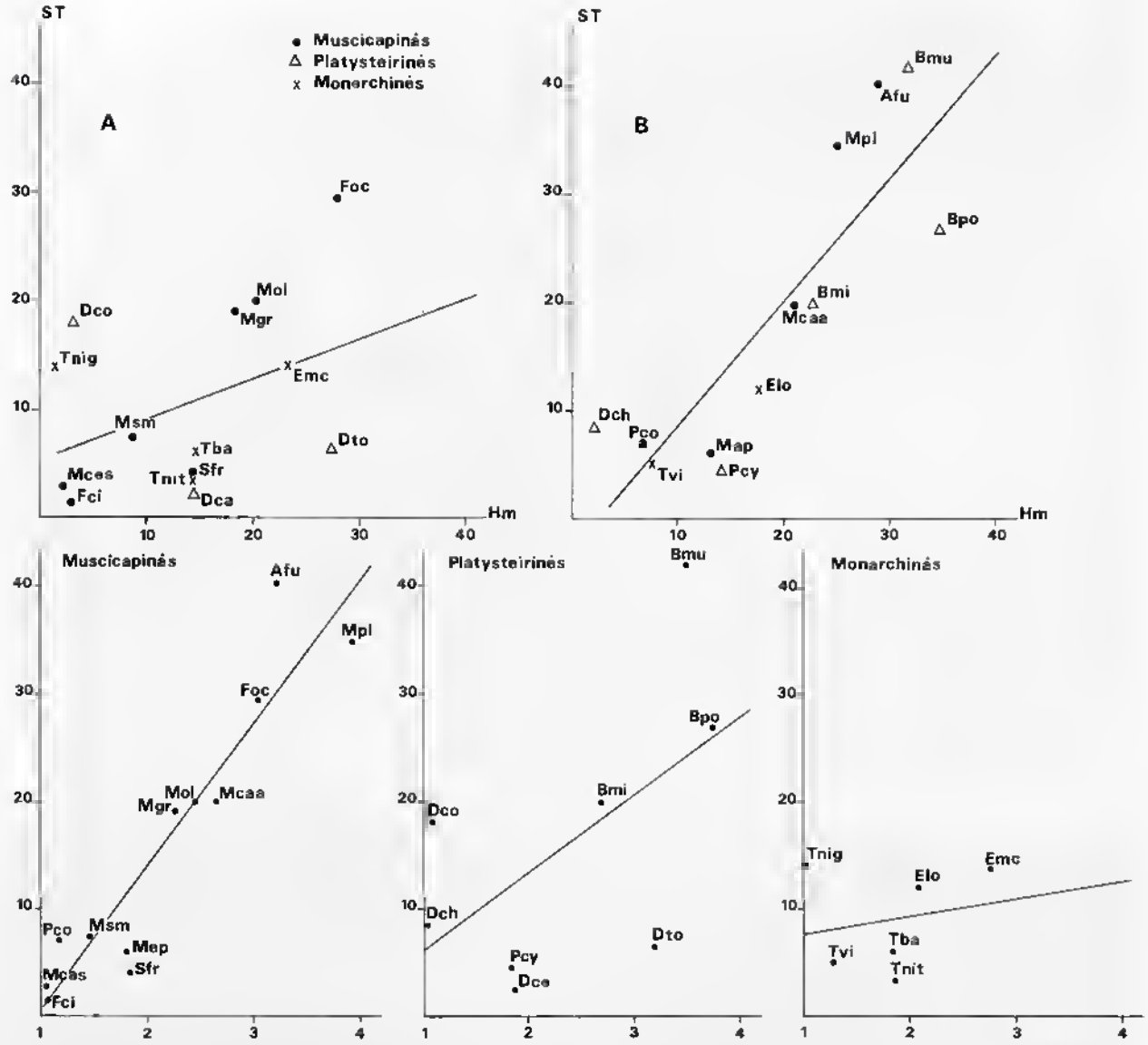


FIG. 74. — En haut : relation entre la surface moyenne des territoires (ST en ha) et la hauteur moyenne (Hm) de fréquentation de la végétation chez les Muscicapidés du Nord-Est du Gabon ; A : en forêt primaire, B : dans les formations secondaires. En bas : relation entre ST (en ordonnée) et l'indice de localisation verticale (barycentre) dans la végétation (en abscisse). Pour les Muscicapinés : $y = 13{,}36\ x - 12{,}76$ ($r_s = 0{,}92$; $P < 0{,}001$) ; pour les Platysteirinés : $y = 7{,}27\ x - 1{,}01$ ($r_s = 0{,}52$; $P > 0{,}05$) ; pour les Monarchinés : $y = 1{,}67\ x + 6{,}02$ ($r_s = 0{,}03$; $P > 0{,}05$).

gabonais soient bien plus grands que ceux des passereaux de même taille vivant sous les climats tempérés (voir entre autres les valeurs citées par Schoener 1968 et Potter 1972). Nous rappellerons qu'en Europe, *Muscicapa striata* occupe un territoire de l'ordre d'un hectare (Géroudet 1957) ; les *Ficedula hypoleuca* et *albicollis* se contentent de petits cantons autour de la cavité de reproduction (0,1 á 0,2 ha en Allemagne selon Creutz 1955 et Curio 1959 ; 0,44 ha dans le Pays de Galles d'aprés Edington et Edington 1972). Aux Hawaï, *Chasiempis sandwichensis*, Monarchiné, a des territoires moyens de 1 ou 2 ha selon l'âge et la densité de la forêt qu'il habite (Conant 1977). Chez les Tyrannidés tropicaux (encore bien mal connus), des surfaces de 2,45 ha ont été déterminées pour *Conopias inornata* au Vénézuela (Thomas 1979) mais de 1 ha pour *Pyrocephalus rubinus* en Colombie (Borrero 1972). Chez les Tyrannidés nord-américains, des valeurs comprises entre 0,07 et 1,58 ha ont été trouvées chez divers *Empidonax* forestiers, de 0,8 á 4,5 ha chez *Contopus virens* en forêt décidue, de 8 ha chez *Tyrannus tyrannus* en milieu ouvert, de 1,6 á 3,2 ha chez *Myiarchus crinitus* en forêt modérément ouverte et de 1,2 á 2,8 ha chez *Sayornis phoebe* anthropophile (MacQueen 1950, Wal-

Source : MNHN, Paris

kinshaw 1966, Schoener 1968 et surtout Johnston 1971). Il semblerait donc bien, qu'à taille égale, les insectivores forestiers tropicaux et équatoriaux aient des domaines vitaux et des territoires nettement plus grands que sous les latitudes plus élevées (voir aussi les valeurs trouvées par Willis 1972 et 1973 sur des Formicariidés inféodés aux déplacements des fourmis).

Un autre point, sur lequel il nous faut insister, est la sensibilité des oiseaux forestiers aux modifications du milieu introduites par l'action humaine. Il n'est certes pas de notre propos d'analyser ici les diverses facettes de ce problème général (voir par exemple Verner 1975). Nous voudrions simplement rappeler et souligner que nous avons à plusieurs reprises, dans les pages précédentes, constaté des irrégularités dans la densité et la distribution des espèces introduites par des défrichements inconsidérés du sous-bois et par l'ouverture et l'entretien d'une petite piste.

Reprenons maintenant la liste des 33 paires d'espèces définie plus haut et qui représente les cas où l'isolement spatial nous paraît incomplet. Si nous admettons qu'une modalité de la séparation écologique peut reposer sur le fait que l'une des espèces d'une paire donnée soit excessivement peu nombreuse par rapport à l'autre, nous sommes alors en droit de considérer que la pression compétitive se trouve relâchée dans les paires suivantes : *M. striata* - *M. epulata* ; *M. striata* - *M. caerulescens* ; *M. striata* - *P. comitatus* ; *M. caerulescens* - *S. fraseri* ; *E. mccalli* - *T. rufiventer* ; *T. batesi* - *T. rufiventer* ; *M. griseigularis* - *H. violacea* ; *M. striata* - *T. viridis* ; *M. olivascens* - *T. rufiventer* ; *S. fraseri* - *T. rufiventer* ; *H. violacea* - *E. mccalli* ; *M. flammulatus* - *T. rufiventer* ; *M. flammulatus* - *T. viridis* ; *M. flammulatus* - *T. batesi* ; *D. castanea* - *T. rufiventer* ; *D. tonsa* - *T. rufiventer* et *D. concreta* - *T. rufiventer*. Nous pouvons également admettre un isolement écologique entre *D. b. chalybea* et *T. nigromitratus* ; ces oiseaux ne sont en fait que rarement en présence, seulement sur l'une des îles du fleuve où leurs abondances respectives sont d'ailleurs très faibles.

Il ne subsiste donc plus, à ce stade de l'analyse, que 15 paires d'espèces que l'on peut considérer comme encore incomplètement séparées au plan écologique. Doit-on s'attendre à des différences bien marquées dans leurs régimes alimentaires ?

Le régime alimentaire

Après avoir précisé les modalités du partage de l'espace forestier, il est logique et nécessaire de parler de la nourriture recherchée par les divers gobe-mouches gabonais.

Auparavant, nous jugeons utile de présenter quelques considérations méthodologiques générales sur l'étude du régime alimentaire des oiseaux insectivores (ou plutôt consommateurs d'invertébrés) et plus particulièrement de ceux de la forêt équatoriale.

La connaissance des régimes alimentaires revêt une importance fondamentale pour traiter de problèmes écologiques et comportementaux comme la place qu'occupe une espèce donnée dans les chaînes alimentaires d'une communauté, ou les interrelations en jeu au sein de groupes d'espèces potentiellement compétitives dans l'exploitation des ressources du milieu, ou encore les adaptations dans les modalités de la recherche de la nourriture, que la théorie prévoit optimales. Ce ne sont là évidemment que quelques exemples des thèmes qui ne peuvent être abordés, sans qu'ait été bien précisé au préalable ce que consomment les organismes concernés.

Un régime alimentaire doit être caractérisé dans sa composition et sa structure. Il convient en premier lieu d'établir l'inventaire des proies recherchées : dans le cas d'oiseaux consommateurs d'invertébrés, dresser la liste des espèces des arthropodes et autres sur lesquelles s'exercent leur prédation. Ensuite, définir la fréquence ou l'indice d'abondance de chaque taxon (tant de proies de telle catégorie) ainsi que la constance ou l'indice de présence dans les relevés (par exemple tel type de proie rencontré dans n estomacs sur les N examinés). La caractérisation des proies ingérées doit non seulement porter sur leur nature taxinomique mais aussi sur leur consistance, leur taille, leur forme et leurs moyens de défense mécaniques ou chimiques. À cela il faut ajouter entre autres pour des études portant sur les caractères adaptatifs des modalités de la recherche et de la sélection des proies, la valeur énergétique de chaque catégorie d'aliments et connaître bien sûr, paramètre important dont il n'est malheureusement pas toujours bien tenu compte, le taux d'assimilation de chacune d'elles par le consommateur.

La définition du régime alimentaire doit également rendre compte de sa variabilité : selon le sexe, selon l'âge (trop d'auteurs assimilent trop facilement la nourriture délivrée aux jeunes à celle consommée par les adultes tant pendant qu'en

Source : MNHN, Paris

dehors de la période de reproduction), selon la saison et même selon les heures de la journée. Il est bon également de rappeler que pour être interprétable, une analyse de régime alimentaire doit, en outre, s'accompagner d'informations sur les besoins des individus (rations journalières, par exemple), et sur la nourriture disponible ou plutôt accessible à l'oiseau dans sa morphologie et son comportement durant la période et à l'emplacement de l'étude.

Cet exposé succint des données nécessaires pose évidemment le problème des méthodes de leur recueil.

L'observation directe des oiseaux en chasse est difficile dans la forêt et introduit systématiquement un biais en faveur des grosses proies ou de celles que l'oiseau est obligé de préparer avant ingestion (les hyménoptères piqueurs sont frottés sur le perchoir, les chenilles aussi, pour les tuer, les papillons également, pour être en outre plus ou moins désailés et peut-être débarassés de leurs écailles...). L'affût auprès des nids permet de recueillir des informations sur l'alimentation des jeunes mais là encore, les identifications ne s'avèrent possibles que pour les proies volumineuses, bien visibles et peu altérées lors de leur capture. La technique photographique utilisée pour la détermination des arthropodes apportés aux jeunes est à la fois délicate et lourde en matériel et en temps.

L'analyse des contenus du tube digestif demeure la méthode la plus utilisée pour les adultes, essentiellement à partir de spécimens collectés. L'emploi de substances émétiques donne des résultats fort variables selon les espèces dont les individus réagissent en outre différemment les uns des autres. En raison des faibles densités et pour ne pas accroître les risques de mortalité consécutifs à la capture au filet, nous avons préféré ne pas utiliser de vomitifs sur notre terrain. Nous avons en revanche, collecté des spécimens mais bien sûr, ceux-ci n'ont pas été obtenus sur les zones principales d'étude. Les prélèvements ont été dispersés dans le temps et dans l'espace : ceci entre autres pour minimiser leur impact sur les populations.

Des méthodes comme l'analyse des fientes et des pelotes de réjection ou la mise en place de colliers sur les jeunes au nid (méthode qui présente aussi certains inconvénients d'échantillonnage, cf. Johnston *et al.* 1980) n'ont pas été utilisées soit en raison de la quasi impossibilité de se procurer des échantillons (fientes et pelotes de réjection des adultes) soit, dans le cas des oisillons, parce que le nombre des nids trouvés étant faible, celui des couvées arrivant à l'éclosion encore moindre, nous n'avons pas voulu, par de trop fréquentes manipulations, introduire des causes de mortalité supplémentaires.

Que ce soit par l'observation directe ou par la récolte d'échantillons, le problème majeur en forêt équatoriale demeure l'identification des divers taxons. En effet, la systématique des arthropodes, notamment celle des insectes n'est toujours pas complète. Dans notre zone d'étude, la richesse spécifique est grande et la détermination des proies au niveau de l'espèce, déjà difficile dans les régions tempérées où les faunes sont bien mieux connues, y apparaît particulièrement ardue et nécessite le concours d'une multitude de systématiciens étroitement spécialisés. Ce problème se pose de manière particulièrement vive lors de l'analyse de contenus stomacaux où les proies, rarement entières, se présentent sous la forme de débris que seul peut identifier un spécialiste averti des ornementations répulsives ou mimétiques, et souvent déroutantes, des pièces anatomiques et que ne dérange pas trop le manque de collections de référence.

En outre, en dehors du fait que seuls de petits échantillons sont généralement obtenus (à moins que de dépeupler toute une région), la méthode des dissections stomacales n'est pas exempte d'inconvénients qui affaiblissent la représentativité des résultats. Nous venons d'évoquer les difficultés d'identification des débris d'arthropodes. Nous pouvons ajouter le fait que les restes de certaines proies particulièrement volumineuses ou indigestes peuvent avoir été régurgités sous forme de pelotes. Dans le tube digestif, la vitesse du transit est variable selon les catégories d'aliments et l'altération de ceux-ci dépend de leur coefficient de digestibilité.

Nous avons recueilli 292 contenus stomacaux de 24 espèces de gobe-mouches gabonais fixés dans de l'eau formolée à 10 %. Malheureusement jusqu'à présent aucun des spécialistes contactés n'a pu trouver le temps nécessaire à une identification précise des proies consommées. Une approche préliminaire a été tentée avec la collaboration d'Edgard Gros par un premier tri des principales catégories de proies, ne descendant pas au-dessous de l'ordre. Nous estimons, pour l'instant, n'être en mesure que de faire état de données provisoires, générales et même fort fragmentaires pour certaines espèces. Ceci évidemment oblige à une grande prudence, notamment dans les conclusions. Ce sont ces informations que nous présentons maintenant en y adjoignant celles recueillies par observation directe.

Muscicapa striata

En Europe (voir les ouvrages généraux de Frionnet 1913, Witherby *et al.* 1946, Géroudet 1957, Glutz von Blotzheim 1962 et les travaux particuliers de Richard 1923, Steinfatt 1937 et Davies 1976, 1977), le Gobe-mouche gris est avant tout un insectivore. La plupart de ses proies sont des

Source : MNHN, Paris

Diptéres (Syrphidae, Calliphoridae, Scatophagidae, Muscidae, Empididae) et des Hyménoptéres (fourmis volantes, ichneumons, guêpes, abeilles et bourdons), auxquels il faut ajouter des Lépidoptéres (imagos, chenilles et chrysalides), des Homoptéres (principalement Aphididae), des Trichoptéres, des Névroptéres, des Odonates, des Orthoptéres et des Coléoptéres. Mentionnons aussi des araignées et, accidentellement, des vers de terre. À la fin de l'été, avant le départ en migration, la consommation de fruits est réguliére notamment ceux de sureau, de sorbier, de framboisier, de groseiller, de bourdaine, de chévrefeuille et même, á l'occasion, des raisins. Vraisemblablement ces données proviennent-elles en majeure partie d'observations d'oiseaux nourrissant des jeunes au nid. Seul Davies (1977) s'est livré à un travail détaillé (ne descendant toutefois pas en-dessous de la famille) oú il apparaît que les adultes consomment dans l'ensemble des proies plus petites que celles qu'ils apportent á leurs jeunes.

Selon Bannerman (1936), la nourriture de ce gobe-mouche ne consiste probablement, en Afrique tropicale de l'Ouest, qu'en insectes : surtout des Diptéres, mais aussi des Lépidoptéres, Hyménoptéres, Orthoptéres et Coléoptères. Dans les quartiers d'hiver ivoiriens oú l'espéce est présente de septembre á avril, Thiollay (1970, 1971) répartit les proies consommées en deux classes d'abondance : la premiére regroupant les fourmis, termites, Diptéres, Hyménoptéres et Lépidoptéres ; la seconde, plus faible, les baies et fruits, Hémiptéres, Coléoptéres, Orthroptéres et Mantes. Il ne précise toutefois pas les critéres d'abondance qu'il a utilisés ni le matériel sur lequel reposent ces données. Dans le sud du Cameroun, Germain *et al.* (1973) ont trouvé des fourmis ailées et de petits Coléoptéres dans les 3 estomacs qu'ils ont examinés. Au Zaïre, Chapin (1953) ne fait état que d'un individu ayant ingéré des fourmis noires ailées.

Au Gabon, l'estomac d'un mâle collecté le 11.11.1973 ne contenait apparemment que des débris de petits Coléoptéres. Nous avons réguliérement vu cet oiseau exploiter les essaimages de termites (surtout en octobre, novembre et décembre) et de fourmis. Nous avons fait état plus haut de cet individu qui, le matin, s'alimentait des insectes (surtout des Microlépidoptéres et divers Diptéres, et aussi des petits Orthroptéres) qui avaient été attirés durant la nuit par les lumiéres des habitations : il ne prenait essentiellement que des proies molles et ne dépassant pas 30 mm de longueur.

Muscicapa cassini

La littérature est remarquablement indigente sur le régime alimentaire de cet oiseau. D'aprés Chapin (1953), au Zaïre, sa nourriture ne consiste qu'en insectes, dont de petites libellules. Dans le Sud-Cameroun, Germain *et al.* (1973) ont trouvé des Odonates et de petits Coléoptéres dans les deux estomacs qu'ils ont examinés.

Au Gabon, le gésier d'une femelle collectée le 6.11.1978 ne semblait contenir que des restes de petits Coléoptéres. Nous avons observé 116 apports de proies aux jeunes dont seulement 67 (57,8 %) ont été rapportées à un ordre d'insectes. De même 43 proies identifiables ont été notées, consommées par les adultes (chassant isolément pour leur compte ou ♂ nourrissant la ♀), représentant 71 % des actions de chasse réussies oú l'oiseau se tenait suffisamment prés de l'observateur pour que celui-ci puisse discerner les proies capturées. Ces données obtenues par l'observation directe sont regroupées dans le tableau XXV.

TABLEAU XXV. — Catégories de proies entrant dans le régime alimentaire de *Muscicapa cassini*. Données de l'observation directe (en %).

	apportées aux jeunes (N = 67)	consommées par les adultes (N = 43)
Diptéres	58,2	55,8
Lépidoptéres		
imagos	22,4	32,6
chenilles	3	—
Odonates	11,9	7
Ephéméroptéres	3	—
Nevropteres	—	2,3
Hyménoptéres	1,5	—
Myriapodes	—	2,3

Les Diptéres capturés sont essentiellement des Muscidae (surtout des Glossines) et des Tabanidae (divers taons et des *Chrysops*), mais aussi des Culicidae et des Tipulidae. Les Lépidoptéres s'avérent pratiquement tous des Rhopalocéres ce qui place, dans notre zone d'étude, *M. cassini* comme l'un des principaux prédateurs de papillons diurnes.

La taille des proies a été exprimée par leur longueur en fonction de celle du bec des adultes, ce qui a permis de les regrouper en classes de 5 mm. La fig. 75 (A) illustre ainsi la distribution de 63 proies, identifiées ou non, apportées á un nid observé par nous en décembre 1972. Précisons que les Arthropodes donnés aux jeunes deviennent de plus en plus volumineux á mesure que ces derniers se développent : $\bar{x}$ = 6,6 mm (N = 21, σ = 2,65) á l'âge de 2 jours ; $\bar{x}$ = 12,2 mm (N = 36, σ = 5,63) á 7 jours et $\bar{x}$ = 20 mm (N = 6, σ = 7,75) á 9 jours. Le test U de Mann-Whitney montre que ces différences sont hautement significatives ($P < 0,001$). Sur cette même fig. 75 (A) est représentée la

Source : MNHN, Paris

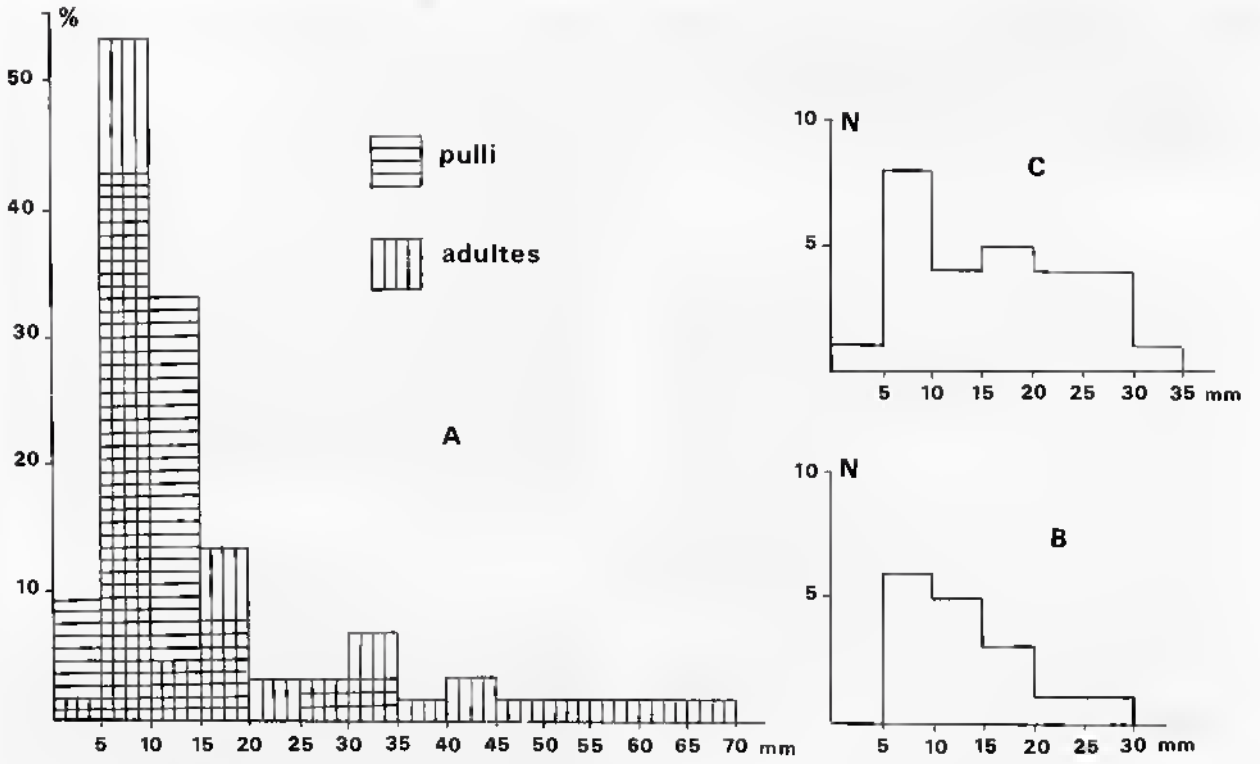


FIG. 75. — Distribution (en nombre ou pourcentage) selon leur taille (en mm) des arthropodes capturés : A. — par les adultes *Muscicapa cassini* pour eux-mêmes ou pour leurs *pulli* ; B. — par *M. olivascens* ; C. — par *M. caerulescens*.

répartition des tailles des 60 proies consommées par les adultes lors des actions de chasse mentionnées plus haut. Nous obtenons ainsi une dimension moyenne de proie de 17,9 mm (N = 60, σ = 15,94) pour les adultes et de 11,1 mm (N = 63, σ = 6,34) pour les *pulli*. Cette différence n'est toutefois statistiquement pas significative (P = 0,096 d'après le test U de Mann-Whitney) ; elle est simplement due au fait que les adultes ne donnent pas à leurs jeunes les plus grosses proies (essentiellement des Rhopalocères) qu'ils capturent. La combinaison des proies apportées aux jeunes et de celles consommées par les adultes fournit une dimension moyenne de 14,6 mm (N = 123, σ = 12,52). Nos données ayant essentiellement été recueillies de décembre à avril durant la période de reproduction de l'espèce, nous ne pouvons rien dire d'une variation saisonnière éventuelle de son régime alimentaire.

Muscicapa sethsmithi

La littérature est muette à son sujet en-dehors du fait qu'il s'agit d'un consommateur de très petits insectes (Chapin 1953, Rougeot 1957). Nous n'avons pas pu nous procurer des spécimens pour procéder à des dissections stomacales. Toutes nos observations montrent qu'à longueur d'année cet oiseau se nourrit essentiellement, pour ne pas dire exclusivement, de très petits insectes ailés attrapés en vol : proies translucides de moins de 10 mm de longueur et souvent même plus proches de 5 mm. À l'occasion on le voit happer des proies plus grosses comme des *Chrysops* ou d'autres petits tabanides. La capture de papillons est exceptionnelle (environ 1 ‰) : il faut vraiment qu'ils passent tout près de l'oiseau à l'affût sur son perchoir. Nous ne l'avons notée que 8 fois : microlépidoptères blancs de 15 à 25 mm, et un de 35 mm. Comme bien d'autres oiseaux forestiers, cette espèce exploite les essaimages de termites et de fourmis.

Muscicapa epulata

Nous n'avons obtenu que 5 contenus stomacaux : 4 en mars-avril qui consistaient tous en débris de menus Coléoptères, toutefois l'un deux recelait des petits fruits ; le 5e, d'octobre, ne montrait que des morceaux d'insectes dont un ovipositeur d'Orthoptère.

Nos observations, bien moins nombreuses, indi-

Source : MNHN, Paris

quent que cette espèce capture des proies molles de même taille que celles de *sethsmithi*, entre 5 et 12 mm de longueur. Un jeune récemment sorti du nid était constamment nourri de petits insectes ailés de 5-8 mm et, de temps á autre, de papillons Rhopalocéres de 10 á 16 mm.

Muscicapa olivascens

Au Zaïre, Chapin (1953) a trouvé dans 3 estomacs les restes de petits Coléoptéres et d'autres insectes ainsi que deux petites chenilles. Au Gabon, Rougeot (1957) précise avoir noté des Orthoptéres et des Coléoptéres dans les gésiers des deux spécimens qu'il a collectés.

Faute d'avoir obtenu des contenus stomacaux, nous ne pouvons citer que nos quelques observations directes des actions de chasse réussies oú le gobe-mouche était suffisamment rapproché pour que les proies puissent être discernées. La fig. 75 (B) montre comment se répartissent selon leur taille les insectes consommés ($\bar{x}$ = 13,2 mm ; N = 16 ; σ = 5,77). Seuls ont été reconnus un Tipulidae, deux papillons Hétérocéres et une chenille, laquelle était destinée au jeune volant.

Muscicapa caerulescens

Dans les deux estomacs que nous avons examinés (29.8.1976 et 19.11.1973), comme dans ceux d'un spécimen collecté au Nigéria (Marchant 1952) et d'un autre en Guinée (Berlioz et Roche 1960), ne figuraient que des débris de Coléoptéres. Les quelques observations d'action de chasse réussies donnent une longueur moyenne de proie de 16,1 mm (N = 27, σ = 8,24) ; ces données sont illustrées par la fig. 75 (C). Les insectes ne pouvaient malheureusement guére être identifiés : les grosses proies paraissaient être principalement des Diptéres, avec des Coléoptéres et des Orthoptéres ; 5 chenilles furent reconnues : elles furent données á un jeune volant et en cours d'émancipation. Le graphique de la fig. 75 (C) ne tient cependant pas compte de l'observation, le 26.02.1977 d'un individu ingérant 6 fruits de 7 á 10 mm de diamétre.

Myioparus griseigularis

Au Zaïre, Chapin (1953) a examiné deux estomacs dans lesquels subsistaient des restes d'insectes dont une petite chenille ; l'un de ces estomacs contenait en outre deux graines dures d'un fruit. Prigogine (1971) á partir d'une série de spécimens n'écrit toutefois á propos des contenus du tube digestif que « chenille, arachnides ». Marchant (1952) parle d'un individu qui, au Nigéria, avait consommé des Orthoptéres.

Les dissections de 6 estomacs (2 de juin, 3 de juillet et 1 de décembre) ont montré des Coléoptéres (5/6), des Hyménoptéres, notamment des fourmis (2/6), un Hémiptére, une chenille de 20 mm et, en juillet, des graines de fruit (1/6 pour chacun de ces trois derniers types d'aliments). D'aprés les dimensions des débris, celles des proies étaient essentiellement comprises entre 8 et 15 mm. Quelques observations directes nous ont permis de reconnaître des chenilles de 15 á 20 mm et même de 30 mm, dans le cas d'un nourrissage de la femelle par le mâle. Au nid, en novembre, nous avons vu les adultes apporter des petits insectes ailés de 8-10 mm, des chenilles de 15-20 mm et des araignées.

Myioparus plumbeus

Sur 7 estomacs d'oiseaux zaïrois examinés par Chapin (1953), 6 contenaient des insectes chitineux, en particulier des petits Coléoptéres, 4 montraient des petites chenilles non velues. L'examen de deux spécimens nigérians n'a révélé que des Coléoptéres (Marchant 1952). Le seul gésier que nous ayons pu nous procurer (♂, 12.8.1976) ne renfermait que des débris de petits insectes dont des Coléoptéres. Nos rares observations d'actions de chasse réussies portent sur des captures de chenilles, de Coléoptéres, d'Orthoptéres et d'araignées. Le régime alimentaire nous a semblé trés semblable á celui de *M. griseigularis* tant par la taille des proies que par leur catégorie taxinomique.

Pedilorhynchus comitatus

Pour cette espéce aussi la littérature est indigente. Il n'y est guére fait état que de sa propension á chasser les insectes aériens (cf. par exemple, Chapin 1953, Serle 1956). Berlioz et Roche (1960) mentionnent des restes de nombreuses fourmis dans l'estomac d'un individu collecté en Guinée.

Nous avons recueilli 30 spécimens répartis á peu prés régulièrement au long de l'année (12 en février-mars, 7 en juillet-août, 10 en septembre-novembre, 1 en décembre). Au niveau d'analyse auquel nous avons opéré, aucune variation saisonniére n'est décelable dans les contenus du tube digestif. Nous obtenons les degrés de présence suivants :

Coléoptéres	93,3 %	Diptéres	3,3 %
Hyménoptéres	16,7 %	Araignées	3,3 %
Chenilles	5,7 %	Fruits	
Orthoptéres	3,3 %	(en octobre)	3,3 %

Source : MNHN, Paris

L'observation directe nous a révélé des ingestions de Diptères (dont des Tipulidae et des *Chrysops*), de Coléoptéres et, occasionnellement, de papillons Rhopalocéres. La répartition selon la taille des proies notées est donnée sur la fig. 76 (A) ; la longueur individuelle moyenne est de 10,7 mm (N = 22, σ = 5,27).

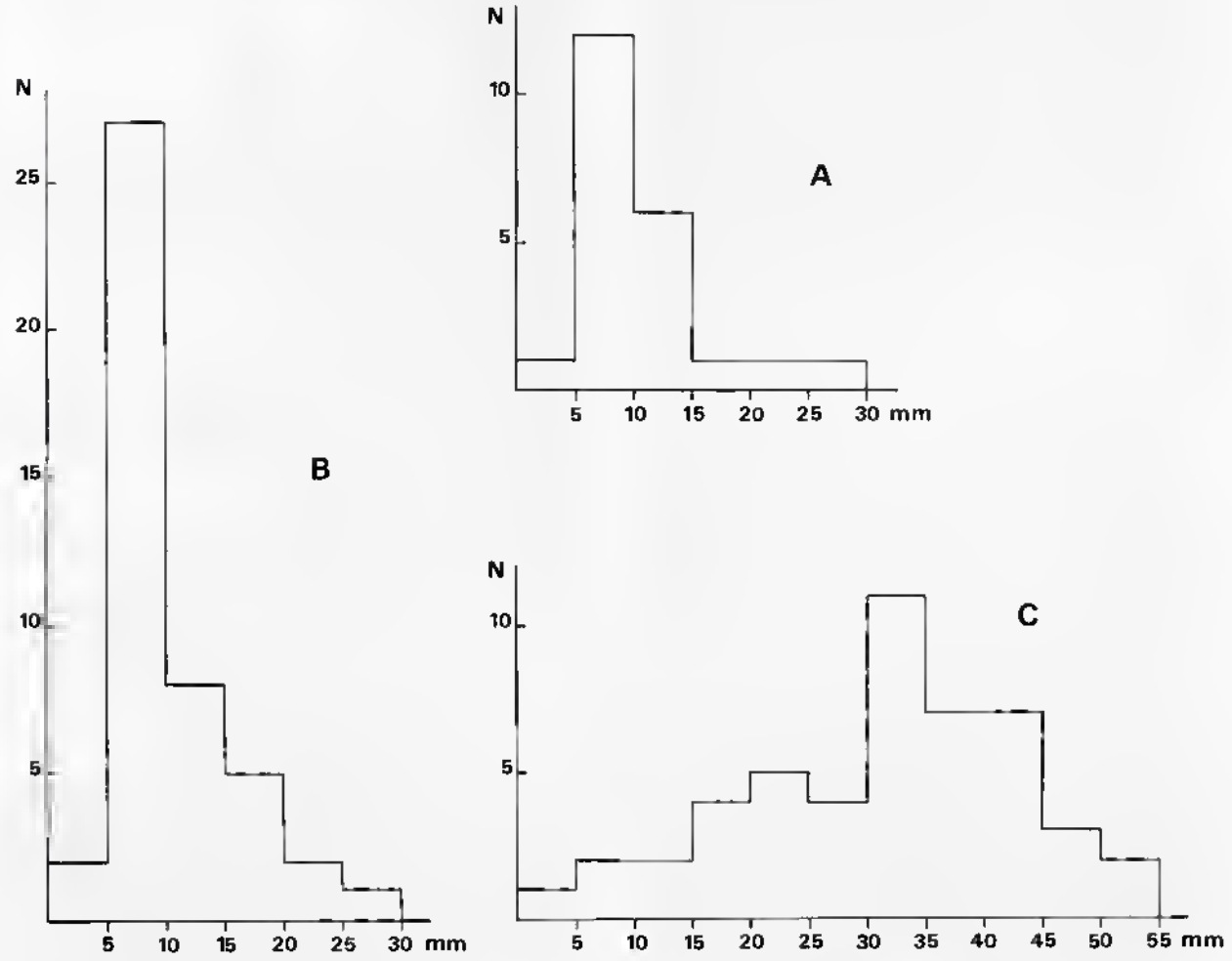


FIG. 76. — Distribution selon la taille (en mm, en abscisse) des proies capturées (effectif N, en ordonnée) par *Pedilorhynchus comitatus* (A), *Stizorhina fraseri* (B) et *Fraseia ocreata* (C).

Artomyias fuliginosa

La littérature ne fournit guére de renseignements sur le régime alimentaire de cette espéce autres que sa consommation d'insectes aériens (cf. Chapin, 1953). Néanmoins Bates (1930) dit avoir habituellement trouvé des Coléoptéres, dont des Buprestidés, dans les estomacs des spécimens qu'il a collectés au Cameroun, et Marchant (1952) fait état de fourmis ailées et de Coléoptéres qui avaient été consommés par les deux oiseaux qu'il a examinés au Nigéria.

Nous avons disséqué 7 gésiers de ce gobe-mouche : 2 de février, 1 de mars, 2 de juin, 1 d'août et 1 d'octobre. Tous contenaient des débris de Coléoptéres, 3 des Hyménoptéres et 1, du mois d'octobre, des graines de fruits. Les dimensions des proies ingérées s'étalent apparemment entre 8 et 20 mm, principalement entre 10 et 15 mm.

Nous avons observé l'exploitation réguliére des essaimages de termites et de fourmis et, occasionnellement, la capture de Rhopalocéres de 15-18 mm de longueur. En raison de sa hauteur de chasse, l'identification á vue et même l'appréciation de la taille des proies attrapées par cette espéce ne sont que trés rarement possibles.

Source : MNHN, Paris

Stizorhina fraseri

Au Cameroun, Bates (1930) signale l'ingestion de Coléoptères, de fourmis et de larves. Au Zaïre, dans 17 estomacs (8 de *S. f. fraseri* et 9 de *S. f. vulpina*), Chapin (1953) a trouvé des insectes dans tous (Coléoptères, fourmis, termites, 1 chenille, 1 cigale), une fois un petit myriapode et une fois un petit escargot.

Nous avons examiné 8 contenus de tubes digestifs (1 de février, 3 de mars, 1 d'avril, 1 d'août, 1 d'octobre et 1 de décembre). Des Coléoptères figuraient dans 7 d'entre eux, des Hyménoptères — apparemment beaucoup sinon en totalité des fourmis — dans 5, des restes de diptères et une araignée dans l'un.

L'observation de ce que chassaient 52 individus lors de leur contact sur le terrain a fourni les proportions suivantes : fourmis (53,9 %), Coléoptères (15,4 %), termites (11,5 %), Diptères (7,7 %), chenilles (5,8 %), Hétérocères, Orthoptères et fruits (1,9 % chaque). L'ingestion de fruits repose sur l'observation, le 11 mars 1977, d'un individu qui consomma une bonne dizaine de petits fruits orange à rougeâtre d'environ 5 mm de diamètre.

Dans les gésiers, 13 proies mesurables donnent une dimension moyenne de 8 mm (σ = 3 mm). Il s'agit là, évidemment, d'une dimension minimale car les grosses proies ont été broyées ou dilacérées. De fait, l'observation de la capture de 33 insectes dont la taille put être exprimée par rapport à celle du bec de l'oiseau, fournit une valeur moyenne de 11,2 mm (σ = 6,35). Étant donné que l'observation directe introduit un biais en faveur des grosses proies, il n'est pas déraisonnable de mêler les deux échantillons, d'autant que le test U de Mann-Whitney révèle que la différence qui les sépare n'est pas statistiquement significative. Nous obtenons alors une valeur de 10,3 mm (N = 46, σ = 5,77). La fig. 76 (B) illustre la distribution selon la taille de ces 46 proies consommées par cet oiseau.

Fraseria ocreata

Au Cameroun, il est considéré comme un insectivore par Bates (*in* Sharpe 1908). Au Zaïre, Chapin (1953) a trouvé dans 8 estomacs des débris d'insectes dont des Coléoptères, un Hémiptère et une chenille velue ; cependant, trois des gésiers contenaient aussi des fruits verts et quelques graines dures de fruits. Prigogine (1971) écrit que les chenilles constituent l'aliment préféré de cette espèce dans l'Itombwe. Au Nigéria, Marchant (1952) a, lui aussi, trouvé des chenilles dans les estomacs des deux oiseaux qu'il a disséqués.

L'examen de 17 contenus du tube digestif recueillis en février (2), mars (1), mai (5), octobre (1), novembre (5) et décembre (3) donne les indices de présence suivants :

Coléoptères	52,9 %	Arachnides	11,8 %
Hyménoptères	47,1 %	Fruits	11,8 %
Chenilles	35,3 %	Diptères	5,9 %
Orthoptères	29,4 %	Hétéroptères	5,9 %
Odonates	11,8 %	Dermaptères	5,9 %
Dictyoptères	11,8 %	Reptiles	5,9 %

Les Hyménoptères sont pratiquement tous des fourmis. Les fruits (d'un diamètre de 5 mm) ont été consommés en mars et en mai. Le reptile — dans un estomace du 4 novembre — est un très jeune serpent d'une longueur voisine de 40 mm.

L'observation directe nous a fourni 48 données d'action de chasse réussies :

Chenilles	52,1 %	Mantodea	4,2 %
Arthropodes divers	27,1 %	Termites	4,2 %
Lépidoptères	10,4 %	Orthoptères	2,1 %

Le terme « Arthropodes divers » désigne les proies non identifiées qui n'appartenaient certainement pas aux autres catégories nommées. Tous les Lépidoptères capturés étaient des Hétérocères délogés par les comportements de chasse des oiseaux.

La fig. 76 (C) illustre la répartition de ces 48 proies selon leur longueur ; la moyenne étant de 31,1 mm (σ = 12,04 mm).

Nos quelques données sur les proies apportées aux *pulli* suggèrent que celles-ci ne diffèrent pas de celles consommées par les adultes eux-mêmes.

Fraseria cinerascens

La littérature ne dit pas grand chose sur le régime alimentaire de cet oiseau sinon qu'il s'agit d'un insectivore (Sharpe 1908, Chapin 1953). Germain *et al.* (1973), dans l'estomac d'un individu collecté au Sud-Cameroun, ont noté des restes d'insectes dont des Hyménoptères vespiformes. Marchant (1952) a trouvé des Coléoptères dans le tractus digestif d'un spécimen nigérien.

En Côte d'Ivoire, Thiollay (1971) place en première catégorie de proies consommées les Hyménoptères, dont les fourmis, les Coléoptères, les Diptères et les Lépidoptères. En second rang, viennent les Hémiptères, les Orthoptères, les mantes, les araignées, les blattes et autres arthropodes, les chenilles et autres larves. L'auteur ne précise toutefois pas le matériel dont il a disposé ni les indices d'abondance qu'il utilise.

Nous avons examiné 24 contenus du tube digestif (2 de janvier, 11 de février, 6 de mars, 2 de juin et 3 d'août). Les indices de présence suivants ont été obtenus :

Coléoptères	100 %	Hétéroptères	4,2 %
Hyménoptères	45,8 %	Lépidoptères	4,2 %
Araignées	16,7 %	Orthoptères	4,2 %
Larves (surtout chenilles)	16,7 %	Fruits (en février)	4,2 %

Source : MNHN, Paris

Nous n'avons pu, par l'observation directe, qu'identifier en 13 occasions ce que capturaient des adultes pour eux-mêmes : Lépidoptères Hétérocères (7), chenilles (3), Diptères, Orthoptères et Mantodea (1 de chaque). Nous avons assisté à 44 apports de proies aux *pulli* : 23 chenilles, 7 indéterminés, 3 Diptères (2 taons et une grosse mouche), 3 larves de Mantides, 2 Lépidoptères apparemment Hétérocères, 2 fruits (figue (*Ficus natalensis* très probablement) et petite « olive »), 1 Millipède et 1 ver.

Les dimensions des proies apportées aux oisillons paraissent augmenter avec l'âge de ceux-ci comme l'indiquent les données recueillies sur un nid suivi en février 1975 : 24,2 mm (N = 12 ; σ = 14,67) à 4 jours ; 36,2 mm (N = 9 ; σ = 17,60) à 9 jours et 36,9 mm (N = 9 ; σ = 14,38) à 11 jours. La différence entre les deux premières valeurs n'est toutefois guère significative (P $\simeq$ 0,05, z = 1,64 ; test U de Mann-Whitney). Les apports observés à un autre nid contenant des *pulli* de 2 jours ont donné une dimension moyenne de 18,6 mm (N = 5 ; σ = 8,62). Pour les proies fournies aux jeunes en général, nous obtenons la dimension moyenne de 29,1 mm (N = 39 ; σ = 16,34). Les 16 proies consommées par les adultes et dont la longueur fut estimée conduisent à une valeur moyenne de 26,5 mm (σ = 9,44) ; la différence avec la précédente n'est pas significative (P = 0,37). Le regroupement de toutes les proies (illustré par la fig. 77 A) mène à une dimension moyenne de 28,4 mm (N = 55 ; σ = 14,63).

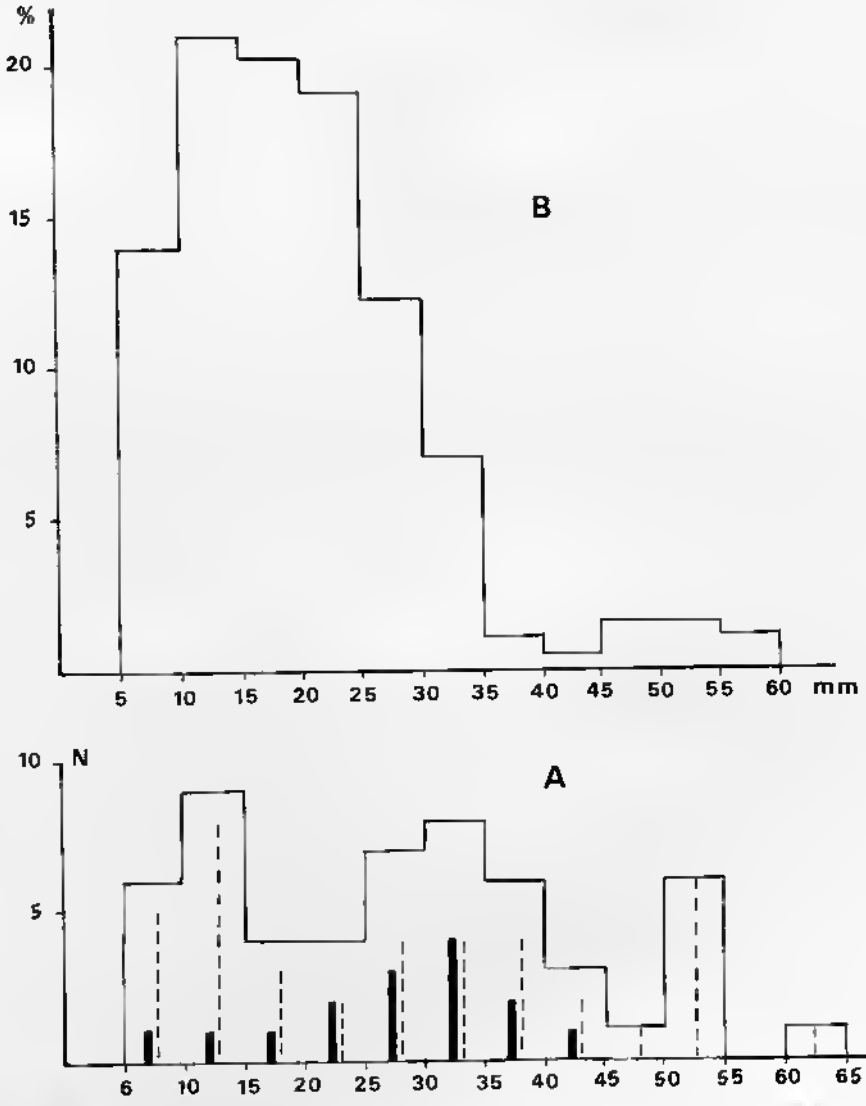


FIG. 77. — A · distribution, selon la taille, des proies consommées par *Fraseria cinerascens* (colonnes en pointillé · par les *pulli* ; colonnes en trait plein · par les adultes ; histogramme : par l'ensemble). B · pourcentage des diverses tailles de proies consommées par *Bias musicus*

Source : MNHN, Paris

Hyliota violacea

Au vu du très faible nombre de spécimens connus de cette espèce, il n'est pas étonnant que l'on ne sache pratiquement rien de son régime alimentaire. Seul Prigogine (1971) qui demeure le seul à en avoir collecté un longue série, écrit que la nourriture serait « constituée d'insectes, de petits coléoptères et de chenilles ». Bates (1930) mentionne l'ingestion de larves par l'un des spécimens qu'il a collectés.

Nous ne pouvons guère en dire plus. Nous n'avons obtenu aucun contenu stomacal. Les observations d'oiseaux en chasse, très difficiles en raison de la hauteur à laquelle ceux-ci se tiennent, suggèrent la recherche de proies de 10 à 20 mm de longueur, parfois jusqu'à 30 mm. Dans les proies capturées nous avons reconnu des Coléoptères, des Orthoptères, des chenilles et même des araignées.

Megabyas flammulatus

Au Zaïre, Chapin (1953) n'a trouvé, dans 4 estomacs, que des insectes, dont des Coléoptères, une cigale et un Orthoptère. En Guinée, Berlioz et Roche (1960) mentionnent une cigale dans le gésier d'un individu.

Les trois sujets que nous avons collectés en novembre avaient tous ingéré des Coléoptères et, l'un deux, un Blattide. D'après les dimensions des débris, les proies devaient mesurer entre 15 et 25 mm. C'est ce qui ressort également des quelques observations que nous avons pu faire qui, au moins, ont montré en outre, l'ingestion de petits Lépidoptères Hétérocères.

Bias musicus

La littérature ne fournit guère d'informations sur l'alimentation de cet oiseau. Field (1971) a observé que des papillons (des petits Lycaenides) étaient à l'occasion apportés aux *pulli* et que les adultes capturaient pour eux-mêmes de grands Lépidoptères (par ex. *Precis oenone*) et des chenilles.

Nous avons examiné 6 contenus du tube digestif. Tous consistaient en insectes que nous n'avons pu mettre dans des catégories que dans 5 cas seulement : Coléoptères (4 estomacs), Diptères (3) et Blattodea (1).

Par l'observation directe, nous avons identifié 18 proies consommées par les adultes (cf. tableau XXVI). Nous avons assisté à 163 apports de nourriture à un nid. Seules 135 proies (82,8 %) ont pu être rangées dans une catégorie bien que les 28 (17,2 %) non identifiées soient manifestement des arthropodes. Le tableau XXVI rend compte de ces données recueillies visuellement sur le terrain. Nous préciserons que les Lépidoptères nous ont essentiellement paru être des Hétérocères et, les Diptères, des Syrphides. Surprenante est la consommation de lézards dont la quantité ainsi fournie aux *pulli* n'est pas négligeable : 3,7 % des proies, si l'on calcule sur l'ensemble des apports observés. Nous ne pouvons bien sûr pas éliminer l'hypothèse d'une particularité alimentaire présentée par les deux membres du couple dont nous avons suivi la reproduction.

TABLEAU XXVI. — Catégories de proies entrant dans le régime alimentaire de *Bias musicus*. Données de l'observation directe (en %).

	apportées aux pulli (N = 135)	consommées par les adultes (N = 18)
Lépidoptères	24,4	33,3
Diptères	21,5	22,2
Orthoptères	15,6	—
Hyménoptères	14,8	27,8
Odonates	3,0	—
Termites	1,5	11,1
Coléoptères	1,5	5,6
Dictyoptères	0,7	—
Hétéroptères	0,7	—
Araignées	11,9	—
Lézards	4,4	—

Toujours par l'observation des oiseaux en chasse, nous avons obtenu une longueur moyenne de 21,9 mm ($N = 23$; $\sigma = 10{,}24$) pour les proies consommées par les adultes. Pour les oisillons, si les 163 données recueillies amènent à une valeur moyenne de 19,7 mm ($\sigma = 9{,}56$), les dimensions des proies apportées varient selon l'âge des *pulli* : $\bar{x} = 16{,}7$ mm ($N = 48$, $\sigma = 8{,}80$) à 8 jours ; $\bar{x} = 25{,}2$ mm ($N = 22$, $\sigma = 9{,}94$) à 10 jours ; $\bar{x} = 20{,}1$ mm ($N = 63$, $\sigma = 8{,}91$) à 12 jours et $\bar{x} = 20{,}31$ mm ($N = 23$, $\sigma = 10{,}08$) à 14 jours. La première de ces valeurs est significativement différente des autres ($P < 0{,}001$ avec la seconde et $P < 0{,}05$ avec les autres) mais la seconde est aussi statistiquement plus élevée que les suivantes ($P < 0{,}01$; test U de Mann-Whitney). La différence de taille des proies capturées et consommées par les adultes n'étant statistiquement pas significative, nous avons opéré un regroupement (fig. 77 B) qui fournit une longueur moyenne de 19,9 mm ($N = 186$, $\sigma = 9{,}64$).

D'autres observations, effectuées en juin et août 1981, sur un couple dont les deux nids successifs n'étaient pas placés trop haut, permettant ainsi de reconnaître au moins les plus grosses proies, ont montré pratiquement le même éventail tant qualitatif que quantitatif, des arthropodes apportés aux

Source : MNHN, Paris

jeunes. Les dimensions de ces proies étaient du même ordre que celles que nous avions relevées précédemment.

Batis minima

Au vu du peu de spécimens actuellement connus dans les musées, il n'est pas surprenant que la littérature soit muette sur le régime alimentaire de cette espéce.

Nous avons examiné 5 contenus stomacaux (4 de mars, 1 d'août). Tous montraient des débris de Coléoptéres, dans deux figuraient en outre : des Hyménoptéres dans l'un et des araignées dans l'autre. Nos observations d'oiseaux en chasse ne nous autorisent guére qu'á dire que cette espéce recherche surtout des proies de 5 á 15 mm : apparemment surtout des insectes chitineux, á carapace dure, bien que nous l'ayons, à l'occasion, vue capturer des termites ailés lors des essaimages.

Batis poensis

Les hauteurs auxquelles il se tient en permanence en font un oiseau trés difficile á collecter pour obtenir des contenus stomacaux et aussi fort malaisé á observer, pour qui veut essayer de reconnaître le type d'aliments qu'il recherche. Nous ne pouvons donc pas dire grand-chose sur son régime alimentaire, sinon qu'il nous a paru assez fréquemment capturer des proies de 5 à 20 mm, chitineuses, nécessitant souvent d'être frappées sur un support pour être tuées et décortiquées. Des proies molles comme les chenilles ne sont cependant pas négligées : la seule fois oú nous ayons vu un ♂ nourrir sa ♀, c'était justement avec une chenille de 35 mm.

Platysteira cyanea

Si Bannerman (1936) cites Bates qui a vu un mâle donner un papillon á sa femelle, seul Thiollay (1971) fournit des renseignements sur le régime alimentaire en Afrique occidentale, en l'occurence en Côte d'Ivoire : surtout des Termites et des Coléoptéres mais aussi des Hémiptéres, des Diptéres, des fourmis et autres Hyménoptéres, et des Lépidoptéres.

Nous avons examiné le contenu de 14 estomacs : 3 de février, 3 de mars, 1 de mai, 3 d'août, 2 d'octobre et 2 de novembre. Tous contenaient des Coléoptéres. Nous avons aussi trouvé des chenilles dans 2, des Hyménoptéres dans 2, des Blattodea dans 2, et, dans un pour chaque, des Mantodea, Lépidoptéres, cigales et un petit gastéropode. Notons aussi des petits morceaux de calcaire dans 2 estomacs dont celui d'une ♀ du 20 octobre qui contenait également un petit gastéropode. Cette prépondérance des Coléoptéres n'est probablement pas fortuite car nous la retrouvons dans du matériel tchadien fourni par J. Brunel et dans celui provenant d'Éthiopie (obs. pers.). Les proies consommées, notées par observation directe — apparemment surtout des Coléoptéres — sont trés variables quant á leur taille qui se situe essentiellement entre 10 et 20 mm mais qui peut descendre jusqu'á 5 mm pour de petits Coléoptéres et atteindre 40 mm pour les Lépidoptéres (imagos et chenilles).

Diaphorophyia castanea

Pour la race *hormophora* du bloc forestier guinéen, nous disposons des données de Berlioz et Roche (1960) qui ont trouvé des débris d'insectes (Coléopotéres, Hémiptéres et Orthoptéres) dans deux estomacs et des informations qualitatives de Thiollay (1971) qui indique principalement, en Côte d'Ivoire, une consommation de Coléoptéres mais qui note aussi l'ingestion de toutes les autres catégories d'insectes et arthropodes présentes, y compris même des baies et des fruits.

Au Nigéria, Marchant (1952) mentionne des chenilles et des restes d'insectes non identifiés dans les tubes digestifs de trois spécimens tandis que Johnson (1984), analysant des féces, signale des Coléoptéres, Orthoptères, chenilles, araignées, Hémiptéres et Névroptéres.

Nous avons examiné 53 contenus stomacaux d'oiseaux collectés dans la région de Makokou et répartis sur les quatre saisons. La constance des diverses catégories de proies est indiquée dans le tableau XXVII. On remarquera la trés nette prépondérance des Coléoptéres comparativement aux autres catégories. Il ne faut toutefois pas accorder une importance trop grande á cette constatation car la consommation des Coléoptéres peut se trouver fort surestimée á l'analyse des contenus stomacaux, en raison de la trés faible digestibilité et, par conséquent, de la longue persistence des débris chitineux de ces insectes. Remarquable aussi est la part occupée par les Lépidoptéres : imagos d'Hétérocéres et surtout chenilles.

Par l'observation directe nous avons rangé en catégories 166 proies capturées et consommées par les adultes (et quelques immatures émancipés). Le tableau XXVIII récapitule ces données. Les Lépidoptéres (chenilles et imagos) apparaissent cette fois nettement dominants quoique les insectes indéterminés consistent vraisemblablement, en majorité, en petits Coléoptéres. La variation saisonniére dans la consommation des chenilles et des papillons est statistiquement significative.

Source : MNHN, Paris

Tableau XXVII. — Constance (en nombre d'estomacs) des diverses catégories de proies consommées par *Diaphorophyia castanea*

	grande saison sèche	petite saison des pluies	petite saison sèche	grande saison des pluies	Année
Nb d'estomacs examinés	10	11	7	25	53
Coléoptères	10	10	6	24	50 (94,3 %)
Papillons	0	1	2	1	4 (7,6 %)
Chenilles	1	4	1	5	10 (18,9 %)
Fourmis	2	1	0	0	3 (5,7 %)
Mantides	0	0	1	2	3 (5,7 %)
Orthoptères	0	0	1	1	2 (3,8 %)
Blattodea	0	0	1	0	1 (1,9 %)
Oeufs d'insectes	1	0	0	1	2 (3,8 %)
Araignées	0	0	3	2	5 (9,4 %)
Scorpionidea	0	1	0	0	1 (1,9 %)

Tableau XXVIII. — Fréquence (en nombre de proies) des divers arthropodes consommés par les adultes *Diaphorophyia castanea* déterminée par observation directe (GSS et PSS = grande et petite saison sèches ; GSP et PSP = grande et petite saisons des pluies).

	GSS	PSP	PSS	GSP	Année
N	19	19	64	54	166
Insectes indéterminés	4	3	11	12	30
Chenilles	9	12	35	15	71
Papillons	2	14	10	13	39
Coléoptères	—	—	5	6	11
Orthoptères	—	—	1	4	5
Hyménoptères	2	—	1	1	4
Cigales	—	—	—	1	1
Termites	—	—	—	1	1
Diptères	1	—	—	—	1
Araignées	1	—	1	1	3

On retrouve la prédominance des Lépidoptères (adultes et larves) dans les observations de proies données aux jeunes, soit lors de leur séjour au nid, soit durant la période pendant laquelle ils dépendent encore des adultes (tableau XXIX). On notera toutefois que si les observations d'insectes indéterminés effectuées sur des jeunes hors du nid ne concernent sûrement pas des chenilles, il n'est, en revanche, pas impossible que certains apports au nid de petites proies indéterminées aient en fait été des chenilles de très faibles dimensions, ayant été plus ou moins écrasées dans le bec lors de la capture ou du transport. La comparaison des proies consommées par les adultes avec celles données aux jeunes, effectuée tant globalement qu'en fonction de la saison, ne montre aucune différence significative dans la composition des régimes. En revanche des différences statistiquement significatives apparaissent entre les adultes et les jeunes au niveau des longueurs de proies ingérées (tableau XXX et fig. 78 ; différences soumises au test U de Mann-Whitney). Chez les jeunes, l'augmentation de taille des proies est significative après la sortie du nid (fig. 78). Durant le séjour au nid, nous n'avons toutefois pas observé d'évolution significative de la taille des proies en fonction de l'âge des oisillons. Cette différence dans les dimensions des aliments est particulièrement nette en ce qui concerne les chenilles (fig. 79) et l'analyse selon la saison (tableau XXXI) montre que cette sélection différencielle n'est pas fortuite.

Tableau XXIX. — Proies données aux jeunes chez *Diaphorophyia castanea*.

	Au nid (N = 56)	hors du nid (N = 53)
Insectes indéterminés	28	13
Chenilles	10	28
Papillons	10	6
Orthoptères	5	2
Mantodea	—	1
Coléoptères	1	2
Fourmis	—	1
Araignées	1	—
Myriapode	1	—

Tableau XXX. — Longueur (en mm) des proies consommées par *Diaphorophyia castanea*.

	N	$\bar{X}$	σ
Jeunes au nid	52	10,2	7,55
Jeunes hors du nid	53	16,7	9,13
Ensemble des Jeunes	105	13,2	8,86
Adultes	166	18,3	10,17
Ensemble Adultes + Jeunes	271	16,3	9,98

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXXI. — Longueur des chenilles consommées, selon la saison, par les adultes ou les jeunes *Diaphorophyia castanea*.

	PSS	GSP	GSS	PSP
AD	23,1 ± 12,60 (N = 35)	22,5 ± 9,10 (N = 15)	19,5 ± 4,38 (N = 9)	19,7 ± 9,44 (N = 12)
JUV	14,8 ± 4,86 (N = 27)	14,7 ± 4,94 (N = 10)	—	(12) (N = 1)

Diaphorophyia tonsa

L'espèce, en raison de sa localisation dans les niveaux supérieurs de la végétation forestière et de sa petite taille, est très difficile à collecter aussi le perchoir pour ôter l'aiguillon), de Diptères (Syrphides et Tipulides) et de Névroptères. Les proies les plus couramment recherchées nous ont paru se situer dans la gamme de 7 à 15 mm (½ à 1 fois la longueur du bec de l'oiseau), plus rarement jusqu'à 25 ou 30 mm.

n'est-il pas surprenant que la littérature ornithologique soit muette à propos de son régime alimentaire.

Nous n'avons nous-même obtenu que deux contenus stomacaux. Un du 28 octobre consistait en débris de petits Colèoptères et une chenille jaune clair de 20 mm. Le second concernait lui aussi des petits Colèoptères et une cigale de 10 mm.

L'observation directe de la nature et de la taille des proies consommées est particulièrement difficile et introduit de très forts biais dans les résultats notamment en surestimant les captures de proies volumineuses. Aussi ne pouvons-nous que faire état de la consommation de Colèoptères, de Lèpidoptères (Hétèrocères imagos et chenilles), d'Hymènoptères (dont des vespoïdes énergiquement frottès sur

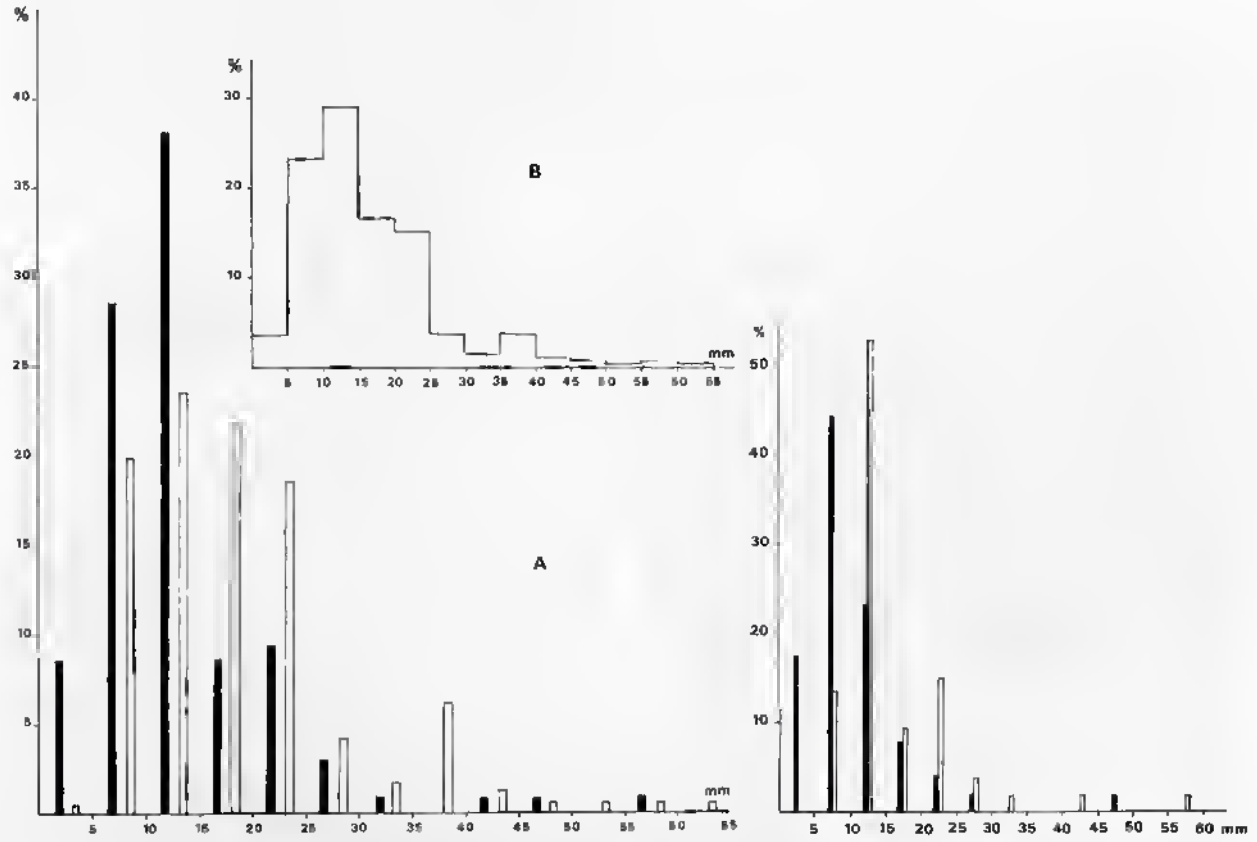


FIG. 78. — Distribution (en %), selon leur taille, des proies consommées par *Diaphorophyia castanea*. À gauche : A = proies consommées par les jeunes (en noir, N = 105) et par les adultes (en blanc, N = 166) ; B = proies consommées par l'ensemble des individus (N = 271). À droite : proies données aux jeunes selon qu'ils sont encore au nid (en noir) ou l'ont quitté (en blanc).

Diaphorophyia blissetti chalybea

Voici une autre espèce dont on ne sait rien du régime alimentaire. Nous avons examinè 17 contenus stomacaux d'août (2), octobre (2), novembre

Source : MNHN, Paris

(3), janvier (1), février (2), mars (4), et mai (3). Tous présentaient des débris de petits Coléoptéres. Des restes de Lépidoptéres Hétérocéres figuraient dans 2 estomacs, tout comme des chenilles de 13 á 15 mm, et des fourmis. Malheureusement, chez cette espéce, les proies sont fort broyées dans le gésier, ce qui rend leur analyse trés difficile, aussi vraisemblablement concernent-elles d'autres catégories d'arthropodes que celles que nous venons de mentionner, plus particuliérement des proies molles. De fait, l'observation directe nous a montré l'ingestion de Tipulidés et d'araignées ainsi que de petits Orthoptéres. Les dimensions des proies nous ont semblé du même ordre de grandeur que celles de *D. tonsa*.

Diaphorophyia concreta

Seuls Rougeot (1957) et Prigogine (1971) font de trés succintes allusions á la nourriture de cette espéce : le premier signale la consommation de « trés petits insectes » et le second note l'ingestion d'« insectes et de chenilles ».

Nous avons examiné 8 estomacs obtenus en mars et avril. Des fragments de Coléoptéres figuraient dans tous, des Hyménoptéres (notamment des Formicidés) dans trois, des chenilles dans deux. Un Orthoptére, une ponte d'insecte et une araignée furent aussi reconnus, chacun dans un estomac.

L'observation directe d'oiseaux en chasse nous a permis de noter la capture de petits Coléoptéres, de Blattodea, de chenilles, d'araignées, de Lépidoptéres Hétérocéres, d'Orthoptéres et de termites ailés. Évidemment la majorité des proies ne put-être identifiée sur le terrain, surtout lorsqu'il s'agissait de petits arthropodes. Si, lors de la surveillance de nids, nous avons observé 77 apports de nourriture aux jeunes, nous n'avons pu identifier que 20 proies (26 %) : 6 Orthoptéres, 6 papillons nocturnes, 4 araignées, 2 chenilles, 1 Tabanide, et 1 termite ailé.

Tant les proies consommées par les adultes eux-mêmes que celles qu'ils donnent á leurs jeunes, ont une taille comprise entre 8 et 35 mm, bien que nos données ne soient pas suffisantes pour être quantifiables á des fins statistiques, elles suggérent fortement une prédominance de la classe 12 á 18 mm, c'est-á-dire centrée sur la longueur moyenne du bec.

Erythrocercus mccalli

Chapin (1953) fait état de la consommation de petits insectes tandis que Rougeot (1957) précise avoir trouvé dans le tube digestif de spécimens collectés « des restes de petits insectes, entre autres de sauterelles ». Les gésiers de deux individus obtenus par C. Chappuis au Mt Cameroun contenaient les fragments de très petits insectes et des restes de cigales.

Nous n'avons examiné que deux contenus stomacaux : un de mai qui consistait en débris inidentifiables de petits insectes et un de mars qui comprenait les restes d'un Coléoptére et un Hyménoptére.

L'observation directe des proies capturées par les oiseaux en chasse est difficile et ne permet qu'exceptionnellement des identifications ou des estimations de taille. Nous avons surtout constaté la recherche de petits insectes ailés d'une longueur inférieure á 10 mm bien qu'á l'occasion nous ayons assisté á des prises d'insectes de 20 á 25 mm : papillons nocturnes, chenilles et même, une fois, une cigale.

Bien que notre matériel ne nous permette pas de la calculer, il ne nous semble pas déraisonnable de penser que la longueur moyenne des proies ingérées se situe entre 5 et 10 mm.

La surveillance d'un nid nous a permis de réaliser quelques observations sur la nourriture fournie aux oisillons. Les 52 apports notés consistaient en :

Insectes indéterminés	29
Chenilles	15
Papillons (Hétérocéres)	5
Araignées	2
Orthoptére	1

La fig. 79 (A) illustre la répartition de ces proies selon leur taille autour d'une valeur moyenne de 11,1 mm (σ = 4,51).

Elminia longicauda

La majorité des données de la littérature ne concernent que des mentions de « petits insectes » (par ex. Chapin 1953). Toutefois Bates (1927 et 1930) insiste particuliérement sur la consommation de mouches, l'oiseau montrant, selon lui, une réelle attirance pour les endroits oú elles abondent. Dans le sud du Cameroun, Germain *et al.* (1973) ont collecté un spécimen qui avait ingéré de petits Hyménoptéres apiformes.

Un estomac du mois de mars que nous avons examiné ne contenait que des petits Coléoptéres de 2 á 5 mm de longueur. Deux autres d'août et de novembre renfermaient également des débris de petits Coléoptéres mais aussi des restes d'Hyménoptéres.

L'observation directe ne nous a guére renseigné sur la nature des proies ingérées. Mis á part quelques papillons Hétérocéres et autres insectes ailés qui accusaient une longueur supérieure á 10 mm (au plus jusqu'á 20 mm), toutes les captures concernaient de trés petits insectes. La surveillance d'un nid oú les oiseaux nourriciers (dans le cas

Source : MNHN, Paris

présent les parents et des aides) chassaient dans un périmètre restreint et très près de l'observateur, a montré la recherche exclusive de proies minuscules : en l'occurence des fourmis ailées et des mouches dont la taille oscillait entre 3 et 6 mm.

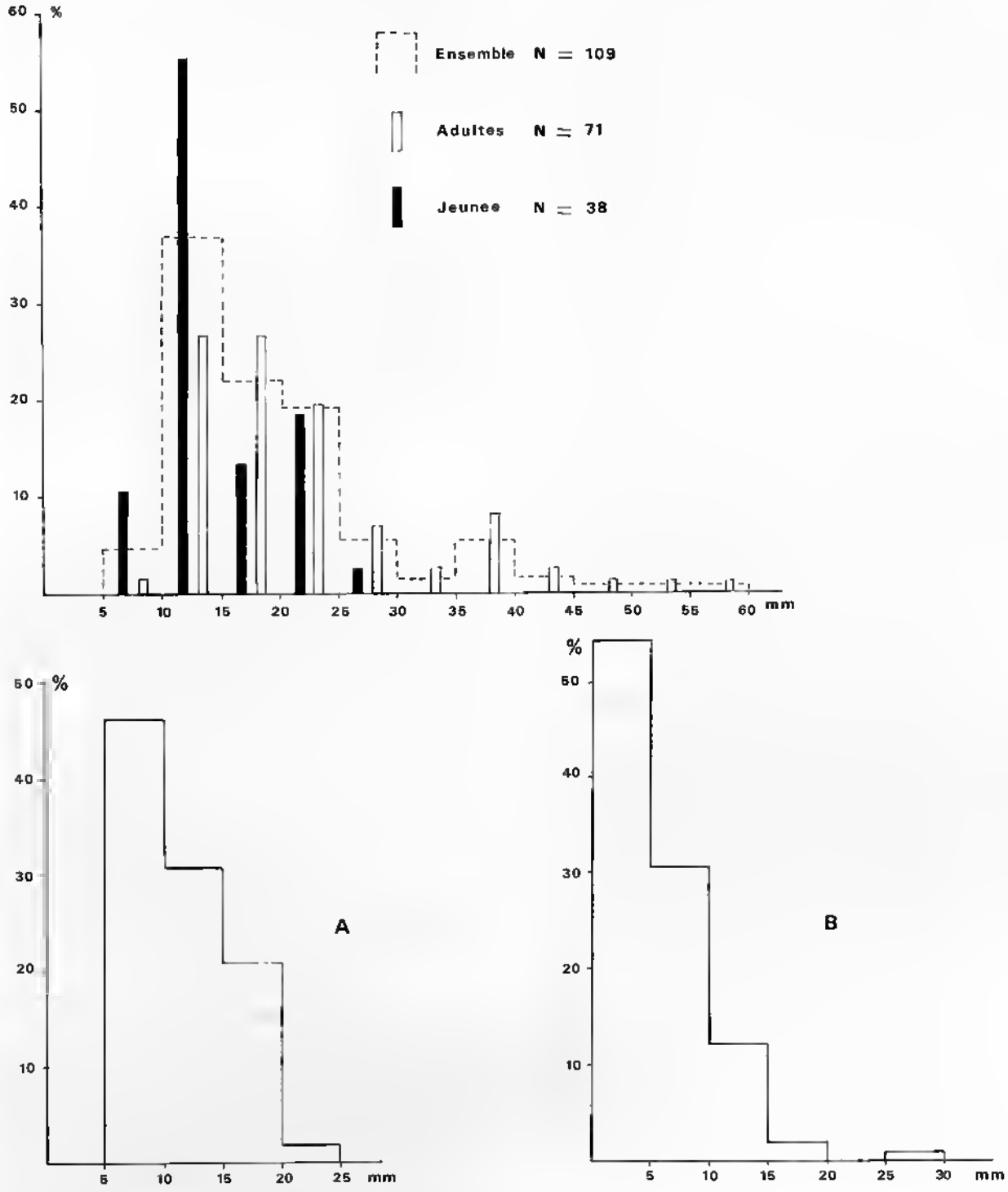


FIG. 79. — Distribution (en %), selon leur taille, des proies consommées : en haut, par *D. castanea* (analyse des chenilles) ; en bas, par les jeunes au nid chez *Erythrocercus mccalli* (A, N = 52) et chez *Trochocercus nigromitratus* (B, N = 107).

Source : MNHN, Paris

Trochocercus nigromitratus

La littérature le qualifie d'insectivore, sans plus. L'estomac de l'unique spécimen que nous ayons examiné, en février, était malheureusement quasi vide et les quelques fragments de menus insectes qu'il contenait n'étaient pas identifiables.

L'observation d'oiseaux en chasse, comme nous l'avons déjà souligné plus haut, n'est guère aisée, aussi nos données sont-elles peu nombreuses et fragmentaires. Nous avons noté l'ingestion, en général, de trés petits insectes, de chenilles, de papillons Hétérocéres, d'Orthoptéres, de Blattodea, de Diptéres et d'araignées. Les proies ainsi capturées s'inscrivaient essentiellement dans l'intervalle de taille compris entre 5 et 10 mm, au plus jusqu'à 20 mm.

Nous avons observé 107 apports de nourriture à un nid. Les proies n'ont pu être identifiées que 12 fois : 8 papillons Hétérocéres, 3 Diptéres (1 Muscidé et 2 Tipulidés) et 1 chenille. Ces proies étaient bien sûr les plus grosses. Les autres consistaient en petits insectes ailés. Nous n'avons décelé aucune variation dans les dimensions des proies en fonction de l'âge des oisillons. La fig. 79 (B) illustre la distribution des diverses classes de taille de ces insectes donnés aux jeunes au nid. La longueur moyenne est de 6,8 mm ($N = 107$, $\sigma = 3{,}81$).

Trochocercus nitens

On ne savait que fort peu de choses sur son régime alimentaire sinon qu'il consiste en insectes dont des Orthoptéres (Chapin 1953).

Nous avons examiné les contenus stomacaux de 23 oiseaux collectés : en janvier (2), février (6), mars (2), avril (1), juin (3), juillet (1), août (3), octobre (3) et novembre (2). Les fragments d'arthropodes n'étaient évidemment pas tous identifiables, nous avons néanmoins reconnu des Coléoptéres dans 18 gésiers (78,3 %), des Hyménoptéres, surtout Formicidés dans 11 (47,8 %) et une blatte dans 1.

En suivant des oiseaux en chasse, nous avons observé la capture de 13 papillons Hétérocéres, d'un Coléoptére et d'un Orthoptère. La fig. 80 (A) illustre leur répartition par classes de taille autour d'une valeur moyenne de 17,3 mm ($\sigma = 5{,}84$). Il importe de préciser ici qu'en raison de l'activité toujours très cachée de cette espéce dans les rideaux de lianes, l'observateur ne peut pas voir toutes les captures d'insectes ou autres arthropodes. Celles qu'il remarque concernent les proies les plus volumineuses que l'oiseau est obligé de poursuivre ou éprouve plus de difficultés á saisir et surtout á tuer et dépecer. Au moins dans ce cas précis, un biais méthodologique important se trouve introduit en faveur des plus fortes dimensions. On peut donc se demander si, au fond, les catégories de proies capturées par les adultes pour eux-mêmes différent réellement par leur taille de celles qu'ils fournissent á leurs jeunes et que nous présentons maintenant.

Nous avons observé 43 apports de nourriture á des oisillons. Ils entrent dans les catégories suivantes :

Insectes indéterminés	9 (20,9 %)
Lépidoptéres Hétérocéres	28 (65,1 %)
Orthoptéres	3 (7,0 %)
Araignées	2 (4,7 %)
Coléoptéres	1 (2,3 %)

La fig. 80 (B) illustre leur répartition par classe de longueur dont la moyenne est de 12,0 mm ($\sigma = 6{,}19$). Bien que cette valeur soit statistiquement bien différente de celle obtenue pour les adultes ($z = 3{,}3$; $P = 0{,}001$, test U de Mann-Whitney), pour les raisons énoncées plus haut, il convient d'être prudent quant á sa réalité. En combinant les deux échantillons, on obtient une dimension moyenne de proie de 12,6 mm ($N = 58$; $\sigma = 7{,}63$).

Terpsiphone rufiventer

Les quelques données de la littérature font état de son régime insectivore. Germain *et al.* (1973) indiquent la consommation de Coléoptéres dans le sud du Cameroun tandis qu'en Côte d'Ivoire, Thiollay (1971) insiste sur une préférence pour les Coléoptéres mais cite aussi toutes les autres catégories d'Arthropodes, là encore sans préciser la nature de son matériel de référence. Au Nigéria, Johnson (1984) a trouvé dans les féces d'individus de cette espéce, des restes de Coléoptéres, Diptéres, Hémiptéres, araignées, Lépidoptéres, Névroptéres et Formicidés.

Les quelques observations de captures de proies que nous avons pu faire nous semblent indiquer un régime alimentaire très proche de celui de *T. batesi*, tant dans la nature que les dimensions des proies : Lépidoptéres, Orthoptéres, Coléoptéres... de 15 á 50 mm de longueur.

Terpsiphone viridis

Bien que cette espéce ait une vaste répartition sur le continent africain, on ne dispose que de peu de renseignements précis sur son alimentation. La plupart des auteurs se contentent de l'inscrire parmi les insectivores, certains comme McLachlan et Liversidge (1970) qui, en Afrique du sud, insistent sur l'ingestion de petites mouches, donnent quelques détails dont il est malheureusement difficile d'apprécier s'ils reposent sur des études suivies ou

Source : MNHN, Paris

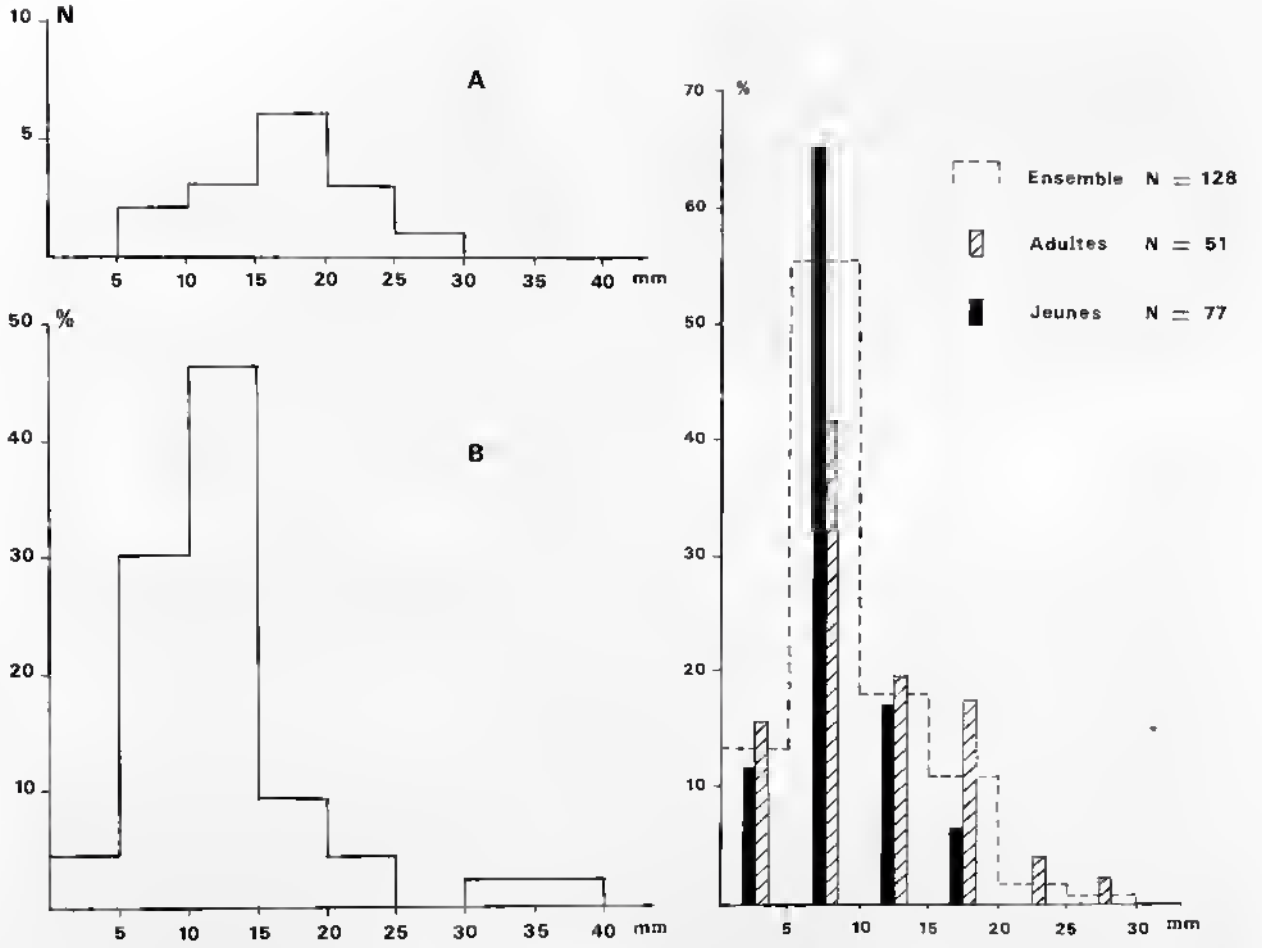


FIG. 80. — Distribution (en effectif (N) ou en %), selon leur taille, des proies consommées par *Trochocercus nitens* (à gauche : A, par les adultes, N = 15 ; B, par les jeunes au nid, N = 43) et par *Terpsiphone viridis* (adultes et jeunes au nid, à droite).

sur de simples notes fortuites. Moreau (1949) qui a étudié la reproduction de l'espèce en Tanzanie, insiste sur les Lépidoptères apportés aux jeunes. Au Kénya, Van Someren (1956) indique la recherche par les adultes d'insectes, dont des Lépidoptères Hétérocères, et aussi d'araignées. D'après lui, le fond de la nourriture délivrée aux oisillons consiste en papillons (surtout imagos, mais aussi chenilles), mais il remarque que les nymphes de Mantides et des Orthoptères sont également fournies. Il insiste, à propos des papillons, sur la faible proportion de Rhopalocères par rapport aux Hétérocères. Skead (1967), dans la province de Cap, note lui aussi une préférence pour les papillons, notamment des Piéridés, et mentionne aussi la capture de sauterelles. Little (1964), toujours en Afrique du sud, a observé la fourniture aux oisillons de Diptères variés, dont des Tipulidés, d'Hyménoptères, de Lépidoptères et, en une occasion, d'un Odonate. Les estomacs de 4 spécimens collectés dans le sud du Tchad par J. Brunel et que nous avons examinés, contenaient tous des fragments de Coléoptères et, dans un, d'Hyménoptères.

De la région de Makokou, nous avons obtenu 33 contenus stomacaux de février (6), mars (4), mai (1), juillet (1), août (2), octobre (7), novembre (11) et décembre (1). Nous avons obtenu les indices de constance suivants :

Catégories	*Nb d'estomacs*	*% de présence*
Coléoptères	28	84,8
Hyménoptères	13	39,4
Oeufs d'insectes	6	18,2
Diptères	4	12,1
Cigales	3	9,1
Lépidopteres	2	6,1
Orthoptères	1	3,0
Mantodea	1	3,0
Blattodea	1	3,0
Fruits	1	3,0
Petits cailloux	1	3,0

Nous avons mentionné les œufs d'insectes car s'ils pouvaient simplement provenir des imagos ingérés, la collecte des pontes par le *Terpsiphone* ne peut être exclue. La présence de petits cailloux (une dizaine de gravillons) fut constatée dans le gésier d'une femelle ayant un œuf en formation dans l'oviducte (rapport avec l'élaboration de la coquille ?).

Source : MNHN, Paris

L'observation directe d'oiseaux en chasse nous a permis de recueillir des données sur les dimensions des proies (cf. *infra*) mais, en revanche, ne nous a guére renseigné sur leur nature taxinomique. Nous mentionnerons simplement avoir reconnu des termites (lors d'essaimages) en 6 occasions, des papillons Hétérocéres et des Hyménoptéres (fourmis et petites abeilles) á trois reprises, des Diptéres (Muscides et Tabanides) par 2 fois, un Orthoptére (Tettigoniidé), un Névroptére (fourmilion) et une cigale dans un cas chacun.

La surveillance de 3 nids contenant des jeunes a donné lieu á l'observation de 77 apports de nourriture :

Insectes indéterminés	23,4 %	Névroptéres	2,6 %
Diptéres	41,5 %	Orthoptéres	1,3 %
Termites ailés	14,3 %	Archiptéres	1,3 %
Lepidoptéres	9,1 %	Chenilles	1,3 %
Hyménoptéres	5,2 %		

La fig. 80 illustre la distribution des proies en fonction de leur taille : d'une part, celles consommées par les adultes eux-mêmes et, d'autre part, celles qu'ils délivrent á leurs jeunes au nid. Une comparaison par χ^2, aprés regroupement des trois derniéres classes, montre que les deux distributions sont statistiquement significatives ($P < 0,01$, $\chi^2 = 9,38$ avec 3 ddl) et que, dans les conditions d'échantillonnage, davantage de grosses proies entreraient dans l'alimentation des adultes. De fait, les insectes consommés par les adultes ont une longueur moyenne de 10,9 mm ($N = 51$, $\sigma = 5,82$) contre 8,3 mm ($N = 77$, $\sigma = 3,27$) pour ceux donnés aux oisillons. Cette différence est certes statistiquement significative mais, comme nous l'avons déjá dit pour d'autres espéces, il faut peut-être se garder de lui accorder une trop grande importance, compte tenu des possibilités d'introduction de biais lors du recueil des données par observation directe. Si nous regroupons le tout, nous obtenons alors une valeur moyenne de 9,3 mm ($N = 128$, $\sigma = 4,62$).

Terpsiphone batesi

Il n'existe guére de données sur son régime alimentaire autres que la mention par Germain *et al.* (1973) que, sur 3 estomacs examinés, 2 contenaient, entre autres insectes, de petits Homoptéres.

Nous avons recueilli 25 contenus stomacaux : de janvier (2), février (2), mars (7), avril (1), juin (2), juillet (2), août (1), septembre (2), octobre (4), et décembre (2). Les degrés de présence suivants ont été obtenus :

	N	%
Coléoptéres	18	72
Orthoptéres	8	32
Hyménoptéres	6	24
Blattodea	6	24
Lépidoptéres Hétérocéres	1	4
Névroptéres	1	4
Araignees	1	4
Gasteropodes	1	4

Cette mention de Gasteropodes concerne une femelle du 20 octobre qui avait ingéré deux de ces Mollusques de 5 mm de diamétre. L'ovaire fut malheureusement fort endommagé lors de la collecte aussi ne pouvons-nous pas nous montrer affirmatif quant au stade de reproduction de cet oiseau qui s'apprêtait certainement á nicher au vu de la forte dilatation de l'oviducte.

Par l'observation directe, nous avons pu reconnaître ce que capturaient des adultes en chasse en 33 occasions :

Lépidoptéres Hétérocéres	20	Araignées	2
Névroptéres	2	Homoptéres	1
Hyménoptéres	2	Diptéres	1
Orthopteres	2	Termites	1
Odonates	2		

De même, les 70 apports de proies aux oisillons, dans 2 nids différents, se répartissent :

Insectes indéterminés	22	Diptéres	2
Lépidoptéres Hétérocéres	34	Coléoptéres	1
Odonates	7	Cigale	1
Orthoptéres	2	Termites	1

La fig. 81 illustre la fréquence des diverses catégories de taille des proies consommées par les adultes ou délivrées aux jeunes. Nous obtenons une longueur moyenne de 23,3 mm ($N = 33$; $\sigma = 13,92$) pour les arthropodes ingérés par les adultes et de 20,1 mm ($N = 70$; $\sigma = 14,87$) pour ceux fournis aux oisillons. Cette différence des moyennes n'est pas statistiquement significative ($z = 0,16$; $P > 0,05$; test U de Mann-Whitney) ; pas plus d'ailleurs que ne l'est celle des distributions selon les diverses classes de taille ($\chi^2 = 2,96$; $\nu = 4$, aprés regroupement des deux premiéres classes supérieures á 25 mm, pour demeurer dans les conditions d'application du test). Si donc nous considérons l'ensemble des données, nous obtenons une valeur moyenne de 21,1 mm ($N = 103$; $\sigma = 15,40$). Remarquons cependant que la taille des proies distribuées aux oisillons augmente avec l'âge de ceux-ci, comme en témoignent les données suivantes :

Âge des jeunes	Nombre de proies	Longueur moyenne	écart-type
2 j	9	11,3	10,60
3 j	20	18,6	10,86
9 j	21	22,8	14,87
10 j	11	32,6	19,92

Cette variation est statistiquement significative ($H = 14,96$; $P > 0,01$ d'aprés le test de Kruskal-Wallis).

Source : MNHN, Paris

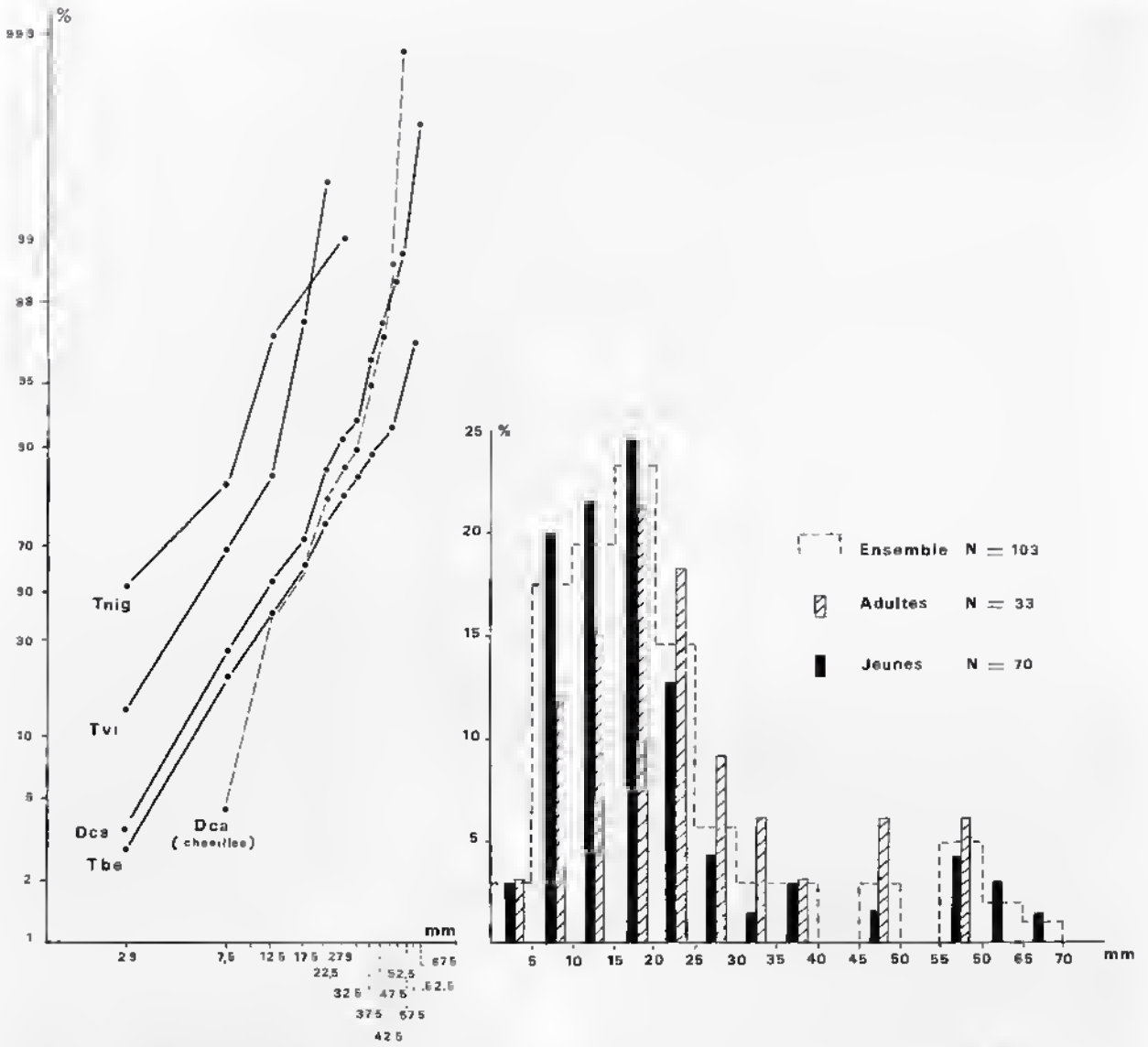


FIG. 81. — À droite : distribution (en %), selon leur taille, des proies consommées par *Terpsiphone batesi*. À gauche : distribution (en % cumulés) des tailles des proies consommées par divers gobe-mouches gabonais (double transformation logarithmique). Les abréviations des noms d'espèces correspondent à celles des fig. 6 à 8.

*
* *

Dans l'introduction de ce chapitre sur l'alimentation des gobe-mouches gabonais, nous avons évoqué le type de données nécessaires à une interprétation rigoureuse des régimes spécifiques. Il est bien évident que notre matériel ne répond pas à ces exigences. Bien que fragmentaire et ne serait-ce que par son originalité, il autorise néanmoins quelques remarques.

Une première constatation, la prépondérance des Coléoptères dans les analyses stomacales, par rapport aux observations directes d'oiseaux en chasse ou nourrissant leurs oisillons, amène à nous interroger sur la représentativité des échantillonnages par examen du contenu du tube disgestif. Un biais est ainsi à craindre qui surestimerait ces insectes, en raison de leur longue persistance dans les gésiers et, leur consistance particulièrement dure aidant, leurs restes seraient en conséquence beaucoup plus facilement identifiables. Ceci, contrairement aux autres catégories d'Arthropodes qui transiteraient bien plus rapidement dans les voies digestives et dont la dégradation, ou du moins la fragmentation, serait aussi plus prononcée. Cependant, comme nous l'avons déjà souligné plus haut, l'observation directe peut systématiquement introduire un biais

Source : MNHN, Paris

en faveur des proies les plus volumineuses au détriment des petites or, celles-ci, au vu de la taille des éléments intacts dans les estomacs, pourraient bien, en majorité, être des Coléoptéres. Néanmoins si cela était, cela ne suffirait quand même pas á rendre compte de cette écrasante dominance de ces derniers.

Il est aussi manifeste que, dans les estomacs, la présence des Lépidoptéres, tant imagos que chenilles, est largement sous-estimée : voir par exemple les différences entre les résultats des dissections et ceux de l'observation visuelle chez la plupart des espèces et, notamment, chez *Diaphorophyia castanea, Trochocercus nitens* et *Terpsiphone batesi*.

Également pour des raisons de grande vitesse de digestion, nous pouvons craindre une importante sous-estimation des proies molles (comme les Diptéres et les Arachnides). Par ailleurs, rien ne prouve que les coefficients de digestibilité des diverses catégories de proies demeurent les mêmes selon que l'on s'adresse á l'une ou l'autre espéce avienne.

Faute d'avoir expérimenté, comme l'ont fait par exemple Custer et Pitelka (1975) sur *Plectrophenax nivalis*, pour déterminer des facteurs correctifs tenant compte des digestibilités différentielles des divers aliments, nous ne pouvons — comme dans beaucoup d'autres études d'ailleurs — introduire aucune pondération dans les proportions relatives des catégories de proies que nous avons distinguées. Ceci nous incite bien sûr á la prudence dans les conclusions qui ne pourront guére qu'être qualitatives.

Nos données révélent que si beaucoup de gobe-mouches gabonais consomment des Lépidoptéres, peu s'attaquent aux Rhopalocéres : ce sont, principalement, *Muscicapa cassini* et, plus ou moins épisodiquement, *Bias musicus*, *Muscicapa epulata*, *Artomyias fuliginosa* et *Terpsiphone viridis*.

Les espéces pour lesquelles nous disposons d'une série de contenus stomacaux et d'observations directes, font montre d'un régime alimentaire trés diversifié. Les oiseaux se comportent, au plan des types de proies recherchés, comme des généralistes. Apparemment, ce ne sont point des taxinomistes. Notre matériel ne nous permet malheureusement pas d'analyser l'éventualité d'une variation saisonniére.

Les données sur les longueurs des proies capturées, sans être parfaites, donnent vraisemblablement une image peu déformée de l'éventail des dimensions des arthropodes consommés par les diverses espéces. Certes, comme nous l'avons déjá souligné, des risques d'introduction de biais sont á craindre : en faveur des grosses proies par l'observation directe d'oiseaux en chasse et, du moins pour certaines espéces où les éléments varient en dimension selon que l'on considére les adultes ou les jeunes oiseaux, en faveur des petites proies lors du relevé des nourrissages des oisillons. De toute évidence, les différences interspécifiques apparaissent mieux dans les dimensions que dans la nature taxinomique des proies ingérées.

Nous remarquerons ici, avec Hespenheide (1971) que les distributions de fréquence des tailles des proies sont du type log-normal. La fig. 81 illustre la double transformation logarithmique de la distribution cumulative des pourcentages dans les diverses classes de longueur pour des espéces dont l'échantillon des proies n'est pas trop faible. La linéarisation est évidente et s'accorde bien avec celles qu'obtient Hespenheide (*loc. cit*). Ce genre de distribution est difficile á expliquer faute de connaître celle des arthropodes disponibles dans le milieu (habitat et microhabitats), remarquons au passage que Schoener et Janzen (1968) ont trouvé des distributions de taille d'insectes tropicaux proches du modéle log-normal.

Compte-tenu de ces remarques et du fait que notre échantillonnage concerne plusieurs saisons et plusieurs années différentes (ne tenant donc pas compte de la variabilité intra et interannuelle, cette derniére étant peut-être bien plus importante qu'on ne le soupçonne habituellement : cf. Wolda 1978), que peut-on quand même inférer de la séparation écologique des divers gobe-mouches en introduisant le facteur alimentaire dans l'analyse ? À la fin du chapitre précédent, l'étude des modalités d'isolement entre les différentes espéces permettait d'avancer l'hypothése d'une ségrégation écologique basée sur des différences dans les préférences alimentaires entre les constituants de 15 paires d'espéces qu'il nous appartient maintenant de passer en revue.

a) ***Muscicapa epulata* - *M. caerulescens*** :

Compte-tenu de ce que nous avons déjá dit des types d'habitat qu'elles recherchent et de leur utilisation verticale et horizontale du milieu, la séparation entre ces deux espéces n'est certes pas complète mais n'est pas nulle non plus, loin s'en faut. L'adjonction de la dimension alimentaire suffit, à notre avis, á bien disjoindre leurs niches écologiques respectives. Les proies ingérées, sans avoir á considérer leur nature taxinomique, diffèrent bien distinctement dans leurs dimensions. Si la longueur moyenne des arthropodes consommés par *caerulescens* se situe entre 15 et 20 mm, celle de ceux recherchés par *epulata* se localise, en revanche, trés nettement entre 5 et 10 mm.

b) ***Muscicapa epulata* - *Pedilorhynchus comitatus*** :

L'analyse globale des données recueillies sur la sélection et l'utilisation de l'habitat par ces deux

Source : MNHN, Paris

espèces nous a amenés á considérer leur isolement écologique comme imparfait. Probablement des études plus fines et, surtout, portant sur un plus grand nombre d'observations, nous conduiraient-elles á nuancer ce point de vue. Il est en effet symptomatique que les rares fois oú nous les avons rencontrées en présence l'une de l'autre, *epulata* occupait des niveaux de végétation plus élevés et plus clairs que ceux oú se tenait *comitatus* et sa chasse apparaissait bien moins mobile, nettement plus concentrée dans de petits secteurs.

Les deux espéces diffèrent dans leur régime alimentaire : á la fois dans la taille et dans la nature des proies consommées. *Pedilorhynchus comitatus* recherche préférenciellement des arthropodes plus gros et aussi plus durs (dominance des Coléoptéres tant dans les estomacs qu'á l'observation) que ceux chassés par *epulata*.

c) ***Muscicapa olivascens - Stizorhina fraseri*** :

Les remarques que nous avons formulées plus haut á propos des relations de *Stizorhina fraseri* avec *Muscicapa caerulescens* pourraient-être répétées ici. De fait, c'est précisément parce que nous n'avons pas pu quantifier plus finement la sélection et l'utilisation de l'habitat chez ces deux espéces que nous avons admis comme incompléte leur séparation écologique. En réalité celle-ci est déjá bien amorcée par leurs modalités différentes d'utilisation horizontale du milieu. La prise en compte du facteur alimentaire la renforce singuliérement. On remarque qu'*olivascens* capture en moyenne des proies plus grosses que celles de *fraseri* (13,2 mm contre 10,3 ou, si l'on utilise les barycentres des distributions : 15,6 contre 12,7). Toutefois, la différence fondamentale entre les deux espéces repose sur la composition des régimes. Bien que nos données sur *olivascens* soient encore trés réduites, il est évident que le fond de sa nourriture n'est pas constitué de fourmis et de termites comme il l'est chez *Stizorhina*.

d) ***Muscicapa olivascens - Terpsiphone batesi*** :

Si leurs modalités d'utilisation de l'habitat, notamment dans la dimension verticale, introduisent un début de séparation écologique, celle-ci ne paraît vraiment réalisée que si l'on prend en compte le régime alimentaire. En effet, les proies capturées varient considérablement en taille selon que l'on s'adresse á l'une ou l'autre espéce : une moyenne de 13,2 mm pour *olivascens* contre 21,1 mm pour *batesi*.

Les deux espéces diffèrent également dans la nature des arthropodes qu'elles recherchent. D'une maniére générale, *batesi* capture des proies beaucoup plus dures, plus chitineuses, plus armées á se défendre (Coléoptéres, Orthoptéres, Cigales...) qu'*olivascens* qui consomme surtout des animalcules á corps mou.

e) ***Muscicapa caerulescens - Terpsiphone viridis*** :

Il est probable qu'un trés fort degré de ségrégation soit obtenu entre ces deux oiseaux si l'on pondére l'occupation verticale du milieu ($\alpha = 0{,}33$) par le rapport de leurs densités respectives. Néanmoins, il nous paraît nécessaire d'introduire les caractéristiques alimentaires avant de conclure á un bon isolement écologique. La différenciation porte non seulement sur la longueur moyenne des proies (10,9 mm pour *viridis* contre 16,1 pour *caerulescens* ; mais 11,7 contre 18,5 si l'on utilise les barycentres des distributions de longueur) mais aussi sur leur nature (davantage de proies molles, aériennes, pour *caerulescens*).

f) ***Myioparus griseigularis - Erythrocercus mccalli*** :

La sélection et l'utilisation du milieu ne permettent pas de séparer écologiquement ces deux espéces si l'on ne considére pas le type de nourriture qu'elles recherchent. Bien que nos données soient malheureusement fragmentaires á ce propos, il nous est tout de même apparu que *griseigularis* consommait en général des arthropodes plus gros que ceux de *mccalli* (la moyenne se situerait entre 10 et 15 mm pour le premier, entre 5 et 10 mm pour le second). Il est probable que cette sélection des proies selon leur taille, entraîne des différences dans leur nature taxinomique. Les observations directes le suggérent mais nous n'avons, hélas, pas été en mesure de le quantifier.

g) ***Stizorhina fraseri - Terpsiphone viridis*** :

Si, dans leurs localisations respectives le long du gradient de reconstitution forestiére postculturale, ces deux espéces se trouvent décalées (*viridis* davantage vers les jeunes stades et les cultures, *fraseri* vers les plus âgés et la forêt naturelle) et si quelques nettes différences existent dans leurs modes de chasse, leur séparation écologique n'est cependant pas complète tant que l'on n'intégre pas leur alimentation. Une différence significative apparaît dans la sélection des proies selon leur taille : la distribution des proies capturées par *fraseri* présente un barycentre á 12,7 mm, contre 11,7 mm pour *viridis* (nous obtenons cependant un α de Pianka égal á 0,99). Le plus important est certaine-

Source : MNHN, Paris

ment la composition des régimes qui est bien différente : ici encore *Stizorhina* se singularise notamment par la part importante que prennent les fourmis et les termites dans son alimentation.

h) ***Stizorhina fraseri - Terpsiphone batesi*** :

Nous pourrions pratiquement répéter ici ce que nous venons de dire ci-dessus, á ceci près que la ségrégation par l'habitat est beaucoup moins marquée entre *fraseri* et *batesi* qu'entre *fraseri* et *viridis*.

Nous observons une nette différence dans la sélection des proies en fonction de leur taille : 10,3 mm pour *fraseri* contre 21,1 mm pour *batesi* si l'on considère les longueurs moyennes, 12,7 contre 23,3 si l'on utilise les barycentres des distributions. La séparation des régimes par leur composition taxinomique est encore mieux marquée entre *batesi* et *fraseri* qu'entre ce dernier et *viridis*.

i) ***Platysteira cyanea - Terpsiphone viridis*** :

Au plan écologique, un isolement est déjà bien amorcé dans la sélection de l'habitat (*cyanea* est inféodé aux abords des villages) et dans son utilisation verticale ($\alpha = 0{,}58$) et horizontale (modalités de chasse présentant des différences). Les proies consommées par les deux espéces sont á peu de chose prés de la même taille. En revanche, et bien que nous ne puissions malheureusement nous appuyer sur des données quantifiées, le fond de la nourriture de *cyanea* nous a paru être essentiellement constitué par des Coléoptéres : cet oiseau serait davantage spécialisé que *viridis*.

j) ***Diaphorophyia castanea - Erythrocercus mccalli*** :

Lá encore, une tendance á la ségrégation se manifeste dans l'occupation verticale du milieu ($\alpha = 0{,}66$) et aussi dans les modalités de la recherche de la nourriture. Toutefois, l'isolement n'apparaît clairement que si l'on prend en compte la nature de cette dernière. Les proies capturées diffèrent significativement dans leurs dimensions (valeur moyenne de 16,3 mm pour *castanea* contre 11,1 pour *mccalli* ou, si l'on utilise les barycentres : 18,9 pour le premier et 13,9 pour le second) et apparemment, aussi dans leur consistance (davantage de proies molles pour *mccalli*). Bien que l'inventaire des catégories d'aliments soit encore trés incomplet, notamment pour *mccalli*, le peu déjá recueilli suggère des différences importantes dans la composition des régimes.

k) ***Diaphorophyia castanea - Terpsiphone batesi*** :

Seules les modalités de chasse introduisent un facteur d'isolement écologique entre ces deux espéces. Les préférences alimentaires spécifiques le renforcent. Les proies sélectionnées le sont différemment : longueur moyenne de 16,3 mm pour *castanea* contre 21,1 mm pour *batesi* (ou, si l'on considère les barycentres : 18,9 contre 23,3). Des divergences apparaissent aussi dans la composition des régimes alimentaires : trés forte consommation de chenilles par *castanea* contrairement á *batesi* qui, en revanche, capture davantage d'Hyménoptéres et d'Orthoptéres.

l) ***Diaphorophyia tonsa - Erythrocercus mccalli*** :

La séparation entre les deux espéces est déjá amorcée au niveau de l'utilisation verticale et surtout horizontale du milieu. Il est regrettable que nous n'ayons guére de données précises sur l'alimentation de *tonsa*. Il est possible que des différences existent dans la taille des proies capturées (*mccalli* capturerait de plus petits insectes que *tonsa*) nous ne pouvons malheureusement pas l'affirmer. Les données recueillies, bien qu'encore fragmentaires suggérent une ségrégation davantage appuyée sur la nature des arthropodes recherchés (consistance et catégorie taxinomique).

m) ***Diaphorophyia tonsa - Terpsiphone batesi*** :

En fait l'isolement écologique entre ces deux espéces est pratiquement réalisé dans l'occupation verticale du milieu ($\alpha = 0{,}32$) et par les différences dans les modalités de chasse. Il devient évident si l'on tient compte de ce que consomment les oiseaux. Leurs régimes alimentaires diffèrent trés vraisemblablement dans leur composition mais surtout dans la taille des proies capturées.

n) ***Diaphorophyia concreta - Trochocercus nigromitratus*** :

Seules les modalités de recherche de la nourriture donnent jusqu'ici prise á une ségrégation écologique entre les deux espéces. Il nous semble manifeste qu'elles diffèrent essentiellement dans leurs régimes alimentaires : tant dans la composition que dans la taille des proies consommées : *nigromitratus* rechercherait bien davantage que *concreta* les petits insectes et autres arthropodes á corps mou.

Source : MNHN, Paris

o) ***Erythrocercus mccalli* - *Terpsiphone batesi*** :

Un léger degré de séparation écologique apparaît entre ces deux espèces dans leur exploitation verticale du milieu mais l'isolement ne nous semble vraiment réalisé que lorsque le régime alimentaire est pris en compte. On remarquera la nette différence de taille moyenne des proies consommées : 21,1 mm pour *batesi*, 11,1 mm pour *mccalli* (23,3 contre 13,9 si l'on considère plutôt le barycentre des distributions). Les dissemblances portent aussi sur la catégorie d'arthropodes entrant dans la composition des régimes spécifiques. Ainsi, *batesi* consomme davantage d'Orthoptères, de Blattodea, d'Odonates et de Lépidoptères Hétérocères que *mccalli* qui, entre autres, capture beaucoup plus de chenilles et autres proies molles.

***

Il apparaît donc finalement qu'en dépit de ses imperfections, notre matériel nous permet d'admettre pour ces 15 paires d'espèces non isolées spatialement, une certaine séparation écologique d'ordre alimentaire. Par ailleurs, d'une manière générale, nos données suggèrent des différences interspécifiques dans la composition des régimes (du moins aux niveaux d'analyse auxquels nous avons procédé) et dans les dimensions des proies, d'autant plus importantes que les espèces cohabitent davantage, ou peut-être mieux, que leur probabilité d'interaction est plus grande. Vraisemblablement des indentifications d'arthropodes plus précises que celles que nous avons effectuées auraient-elles permis d'aller plus loin dans ses comparaisons, encore eût-il alors fallu bien connaître les gammes de proies (tant en classes de taille qu'en diversité taxinomique) disponibles dans chaque microhabitat.

La participation aux associations plurispécifiques d'insectivores

Avant de discuter ou plutôt de replacer nos résultats sur le partage et l'utilisation du milieu dans le contexte des théories actuelles, notamment celle de la niche écologique, il nous paraît utile, pour ne pas dire nécessaire, de traiter de cette intéressante question des réunions de chasse plurispécifiques ou rondes d'oiseaux insectivores. Habituellement, la plupart des auteurs qui en parlent, incluent ce comportement dans leur discussion de la vie sociale ou, s'ils se focalisent davantage sur l'aspect écologique, ils s'interrogent sur les parts respectives du facteur alimentaire et de la pression de prédation dans le déterminisme et l'évolution de ces groupements qui, en raison de la constance de leurs éléments constitutifs et des interrelations qui existent entre ceux-ci, font figure de véritables associations.

À plusieurs reprises, dans les pages précédentes, nous avons eu à opposer des modalités de la recherche de nourriture selon que l'espèce concernée était seule ou au contraire intégrée dans une ronde. Nous avons aussi, en de nombreuses occasions, évoqué les relations spatiales entre deux espèces lorsqu'elles chassaient en présence l'une de l'autre. Aussi nous pensons que ces groupements polyspécifiques, tout en facilitant l'accès à la nourriture des diverses espèces et en réduisant les risques de prédation, contribuent substantiellement à une meilleure distribution des ressources au sein du peuplement avien insectivore et constitueraient ainsi, en forêt équatoriale du moins, un processus régulateur essentiel dans les modalités d'utilisation spatio-temporelle du milieu.

1) La fréquentation des rondes par les divers gobe-mouches

Avant d'examiner séparément les diverses espèces, nous voudrions préciser que nous n'avons retenu comme participants d'une ronde que les oiseaux en chasse, de manière durable, dont les déplacements convergent dans la même direction, soit qu'ils sont suivis à courte distance, soit qu'ils suivent d'autres individus appartenant à une autre espèce, et qui montrent des interrelations.

Muscicapa striata

Cet oiseau ne s'intègre pas aux associations polyspécifiques d'insectivores. Durant son hivernage, il chasse solitairement, aussi les rassemblements de plusieurs individus sont-ils fortuits : exploitation d'une source de nourriture très localisée et momentanément pléthorique (essaimages de termites par exemple) ou oiseaux en migration.

Muscicapa cassini

Comme le précédent, il chasse individuellement ou en couple. Nous ne l'avons jamais observé s'associant à une ronde quelconque, même passant près de ses perchoirs d'affût.

Source : MNHN, Paris

Muscicapa sethsmithi

À l'instar des précédents, cet oiseau n'est aucunement grégaire. Cependant, il lui arrive de temps á autre de suivre sur quelques métres, au plus une trentaine, le déplacement d'une ronde lorsque celle-ci passe dans la zone oú il se tient et que sa progression s'effectue trés lentement.

Il lui arrive aussi, exceptionnellement, d'aller ainsi chasser sous des fouilleurs de feuillages trés actifs, mais á la condition que de grandes trouées et des perchoirs adéquats se trouvent sous la végétation qu'ils explorent. En aucun cas il ne s'est réellement agi d'une association. Sa présence dans une ronde nous a ainsi toujours paru trés fortuite : oiseaux stimulés par l'agitation des nouveaux arrivants ou, lorsqu'ils paraissaient suivre la ronde, attirés par une soudaine mise sur l'aile d'une grande quantité de petits insectes (cas par exemple d'oiseaux suivant la progression d'une nappe de fourmis magnans).

Muscicapa epulata

Ce que nous avons écrit pour *sethsmithi* dans la grande forêt pourrait s'appliquer á *epulata*, oiseau des formations secondaires. En effet, pas plus que son homologue, celui-ci ne s'associe durablement aux groupements plurispécifiques d'oiseaux insectivores. S'il paraît se joindre á une telle bande, ce n'est que de maniére temporaire et tout á fait fortuite. Il importe toutefois ici de remarquer qu'en deux occasions, nous avons observé un couple d'*epulata* suivant le déplacement d'une ronde pour passer d'une zone de chasse à une autre. Bien sûr, faute d'avoir eu des images instantanées de la répartition et de l'abondance des insectes volants á ces moments-lá, nous ne pouvons rien inférer d'un éventuel bénéfice tiré par les oiseaux á se joindre aux autres.

Muscicapa olivascens

Comme les précédentes, cette espéce ne peut aucunement être considérée comme un élément régulier des rondes. Cependant, il lui arrive de s'y intégrer á l'occasion. Sur les 44 cas où nous avons noté si les oiseaux chassaient individuellement ou, au contraire, suivaient la progression d'un groupe d'insectivores, nous n'avons relevé la seconde modalité que trois fois (6,8 %).

Muscicapa caerulescens

Cette espéce non plus n'est pas un membre régulier, ni même occasionnel d'ailleurs, des groupements de chasse d'insectivores. S'il lui arrive de se trouver au milieu d'un tel rassemblement, c'est de manière tout á fait fortuite.

Myioparus griseigularis

C'est vraiment avec celle-ci que nous abordons les espéces qui suivent les rondes. Son taux de participation, calculé sur l'ensemble des observations (N = 144) effectuées aux divers mois, n'est toutefois que de 43,4 %. En réalité, la fréquentation des groupements de chasse d'oiseaux insectivores n'est pas constante au long de l'année mais présente de fort nettes variations. La fig. 82 illustre celles que nous avons observées d'un mois á l'autre au cours de l'année. Cette variabilité est statistiquement trés significative (χ^2 = 35,97 ; 7 ddl aprés regroupement d'avril, mai et juin d'une part et de septembre, octobre et novembre de l'autre). Si nous analysons maintenant le taux de participation aux rondes selon les saisons (fig. 82), il est évident que l'espéce chasse beaucoup plus en association avec d'autres espéces pendant la grande que durant la petite saison séche. On peut suspecter que si notre échantillon avait été plus conséquent, le schéma eût mieux précisé le contraste entre la période de septembre á janvier et le reste de l'année. Cette période est précisément celle durant laquelle beaucoup d'espéces aviennes se reproduisent (Erard á paraître, voir les données de Brosset et Erard 1986).

Myioparus plumbeus

Nos données sur cet oiseau demeurent fragmentaires. Nous ne pouvons que proposer le taux annuel moyen de 58,1 % (N = 43). Il ne semble guére douteux que la présence dans les rondes soit la plus réguliére durant la grande saison séche.

Pediorynchus comitatus

Il n'apparaît en aucun cas devoir être considéré comme un élément régulier des rondes d'insectivores. Toutefois, il se joint à l'occasion (7 %, N = 71) à celles qui passent lentement dans son voisinage immédiat. Il ne s'y attarde généralement pas, soit que lui même s'éloigne, soit que la bande de chasse progresse en dehors de la zone qu'il exploite momentanément. Au fond, sa présence au sein de

Source : MNHN, Paris

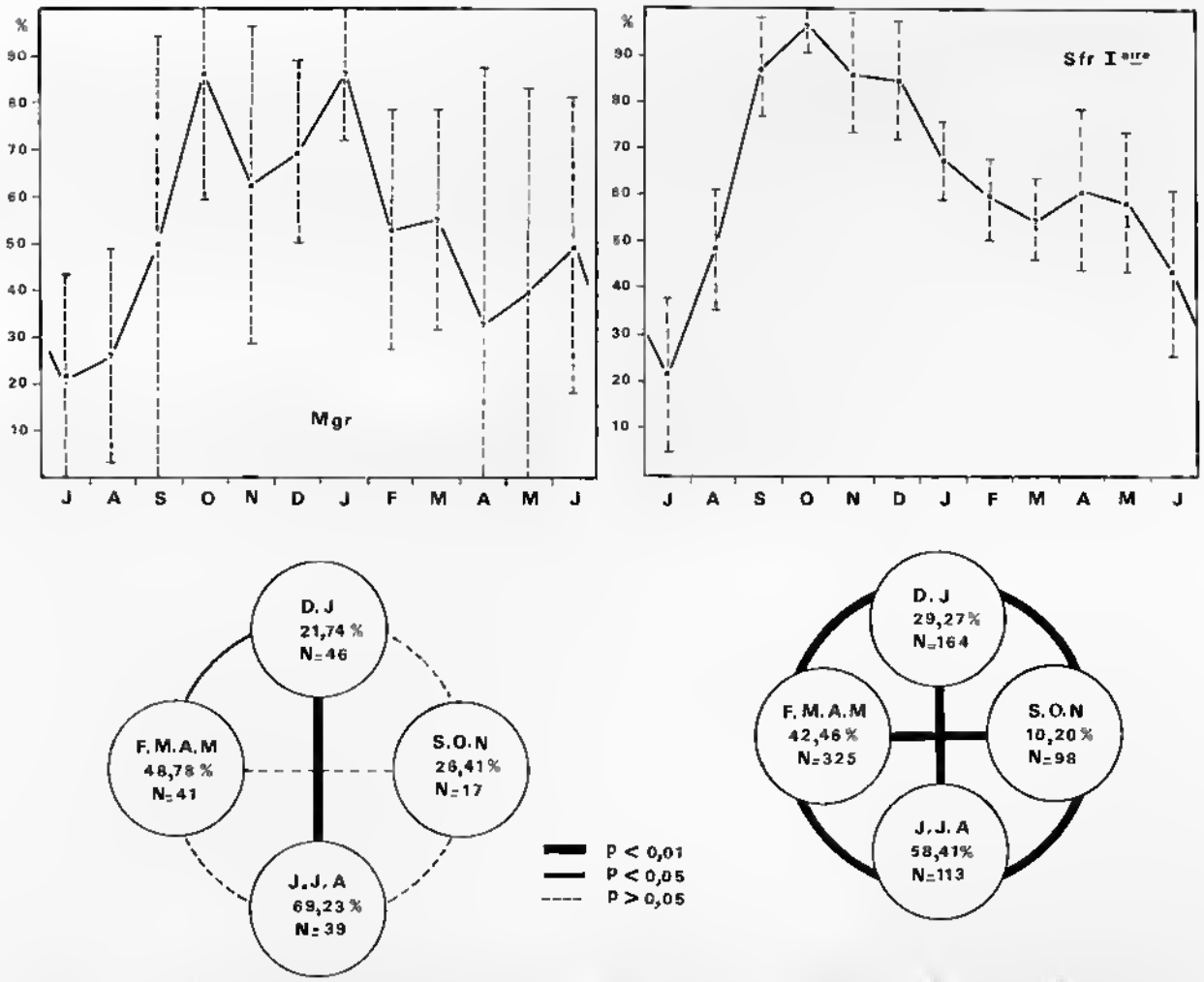


FIG 82. — Participation de *Myioparus griseigularis* (à gauche) et de *Stizorhina fraseri* (en forêt primaire, à droite) aux associations plurispécifiques d'insectivores Pour chaque espèce, le graphique du haut montre l'évolution au long du cycle annuel du taux mensuel de chasse en dehors des rondes d'insectivores (moyenne et intervalle de confiance au seuil de 5 %) ; le diagramme du bas illustre la variation saisonnière du taux de participation aux rondes. Pour chaque saison sont indiqués : les mois, le taux de présence dans les rondes (%) et le nombre d'observation (N). Le degre de signification statistique des comparaisons saison à saison est indiqué par l'épaisseur du trait qui unit les saisons considérées.

ces groupements d'insectivores s'avére nettement fortuite.

Artomyias fuliginosa

Pour nous, cet oiseau n'est pas un élément, même exceptionnel des associations polyspécifiques d'insectivores. Si l'une d'elles passe á proximité ou autour de lui, il ne s'y intégre pas.

Stizorhina fraseri

Une première analyse où toutes nos données sont réunies sans distinction de type de milieu ou de saison, conduit á un taux annuel moyen de participation aux rondes de 35,21 ± 3,20 % (N = 889, α = 0,05). Si maintenant nous séparons les données relatives à la grande forêt de celles effectuées dans les formations secondaires, nous obtenons respectivement : 37,43 ± 3,66 % (N = 700) et 26,98 ± 6,46 % (N = 189, α = 0,05). La différence est hautement significative (χ^2 = 6,67 avec 1 ddl). On serait tenté de conclure á une propension de *Stizorhina* á s'associer aux groupements de chasse plurispécifiques, plus marquée en forêt que dans la végétation secondaire. En fait, la prise en compte de la variation saisonnière montre qu'il n'en est rien. Précisons au préalable que nous n'avons pas décelé d'importantes variations d'une année á l'autre, du moins pour les mois où nous avions suffisamment de données (janvier, février et mars).

La fig. 82 illustre la variabilité au long du cycle annuel de la chasse de *Stizorhina* en dehors des

Source : MNHN, Paris

rondes, en forêt naturelle. Cette évolution est statistiquement trés significative (χ^2 = 69,87 avec 11 ddl, P < 0,001). Une analyse fondée sur un découpage en saisons (fig. 82) montre que la fréquentation des rondes va régulièrement croissant depuis un minimum de 10 % en petite saison des pluies jusqu'à un maximum de 58 % en grande période séche.

Dans les formations secondaires, le schéma saisonnier est le même (fig. 83). L'évolution mensuelle au long du cycle annuel est statistiquement trés significative (χ^2 = 30,29 avec 6 ddl, P < 0,001 ; ont été effectués les regroupements (décembre-janvier), (avril-mai), (juin-juillet-août) et (octobre-novembre) pour rester dans les conditions d'application du test). On remarquera aussi que la différence entre la petite saison séche (D-J) et la grande saison des pluies (F-M-A-M) est proche du seuil de signification statistique (χ^2 = 3,496, or χ^2 0,05 = 3,84 avec 1 ddl).

La comparaison saison á saison des taux de participation ne révéle aucune différence significative entre les milieux primaires et secondaires. Ceci, au passage, appuie notre prudence á propos des analyses de contenus stomacaux. Des artefacts sont en effet á craindre lorsqu'on compare globalement deux échantillons d'un phénoméne saisonnier sans connaître les caractéristiques de cette variation cyclique.

Fraseria ocreata

Globalement, nous obtenons un taux annuel moyen de 50,91 % (d'aprés 275 observations) de fréquentation des groupements plurispécifiques d'insec-

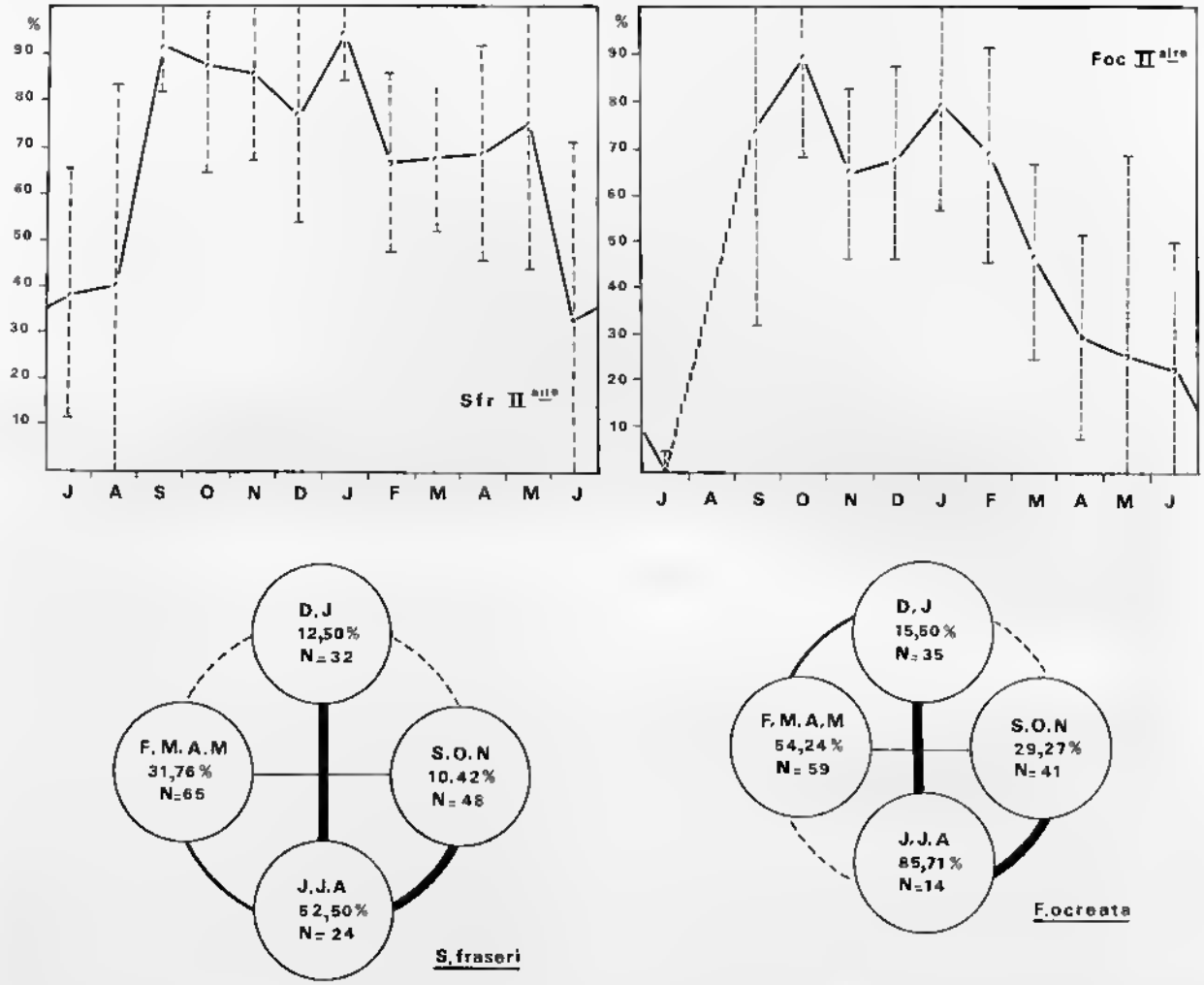


FIG. 83. — Participation, dans les formations secondaires, de *Stizorhina fraseri* (à gauche) et de *Fraseria ocreata* (à droite) aux rondes d'insectivores. Cf. légende de la fig. 82.

Source : MNHN, Paris

tivores. Ici encore, si nous séparons les données recueillies en grande forêt de celles collectées dans les formations secondaires, nous arrivons à des taux respectifs de 58,73 % et 44,30 % dont la différence apparaît statistiquement significative (χ^2 = 5,12 avec 1 ddl) mais nous signalerons que la comparaison, saison par saison, des taux d'association aux rondes dans les formations secondaires, d'une part, et dans la grande forêt, d'autre part, ne montre aucune différence significative. En grande forêt, le taux mensuel de fréquentation des rondes varie au long du cycle annuel (fig. 84). Cette variation est hautement significative (après regroupement pour rester dans les conditions d'application de test, χ^2 = 28,74 avec 7 ddl ; 0,001 < P < 0,01). L'analyse saisonnière (fig. 84) révèle que la participation aux bandes plurispécifiques augmente de la petite saison des pluies à la grande saison sèche.

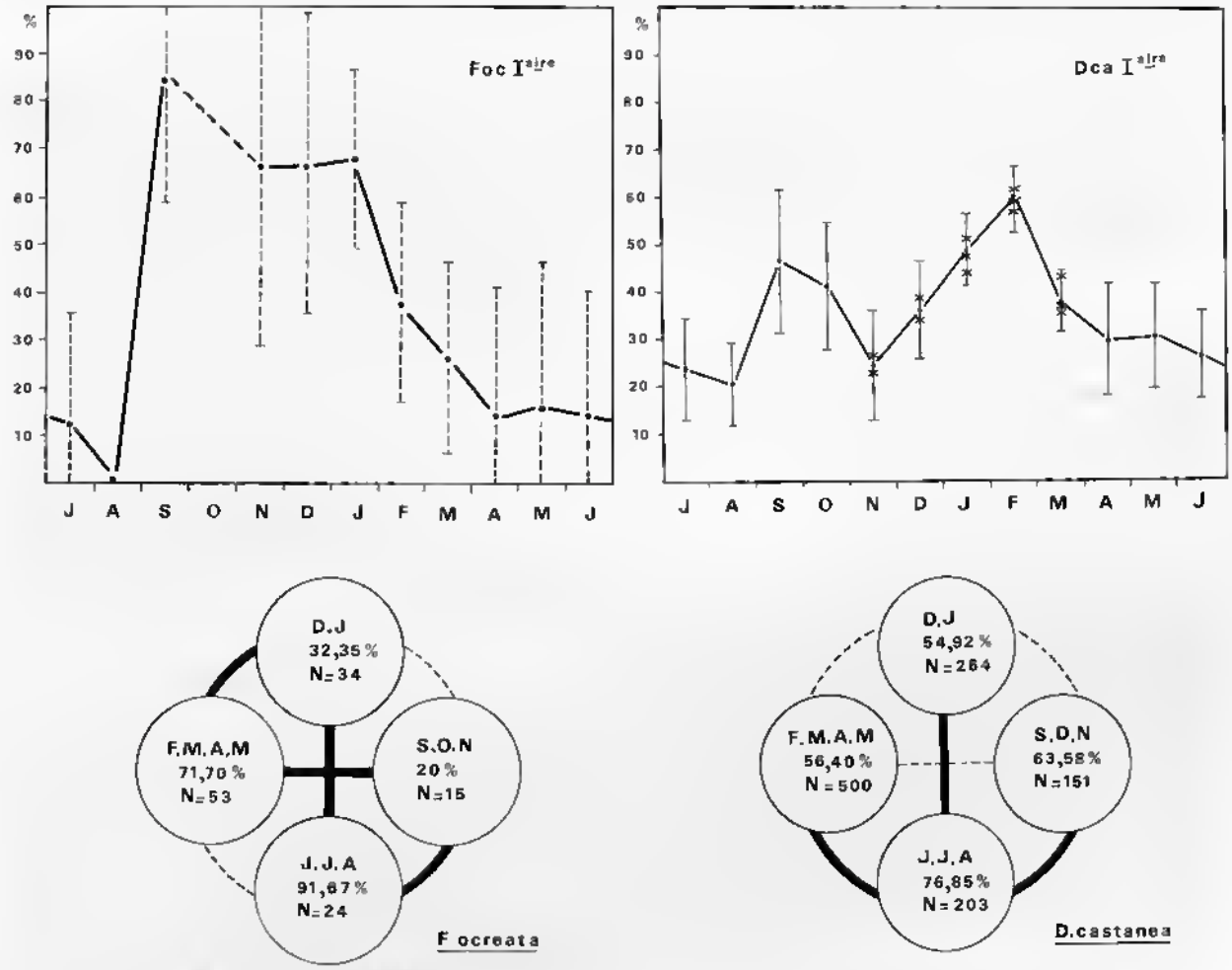


FIG 84 — Participation, en forêt primaire, de *Fraseria ocreata* (à gauche) et de *Diaphorophyia castanea* (à droite) aux rondes d'insectivores. Cf. légende de la fig. 82. Pour *D. castanea*, aux mois de novembre à mars, sont indiquées (x) les valeurs obtenues lors d'années différentes.

Dans les formations secondaires, le schéma évolutif reste le même (fig. 83), tant au niveau des taux annuels de chasse en dehors des rondes (variation statistiquement très significative : après regroupement, χ^2 = 37,78 avec 7 ddl, P < 0,001) qu'à celui de la variation saisonnière de la fréquentation des rondes (ici encore notre opposition entre le reste de l'année et les petites saisons pluvieuse et sèche — septembre à janvier — caractérisées par un taux de participation nettement plus faible).

Fraseria cinerascens

Contrairement à son congénère dont l'unité sociale est le groupe, celui-ci vit en couple et ne s'intègre pas aux rondes d'insectivores. Cela se comprend dans une certaine mesure puisqu'en effet, très peu de rondes demeurent en permanence au-dessus de la berge des rivières et aux hauteurs auxquelles cet oiseau est inféodé. Néanmoins, quand

Source : MNHN, Paris

les trajets de certains groupements plurispécifiques traversaient les zones de chasse de *F. cinerascens*, nous n'avons jamais observé celui-ci suivant délibérément le mouvement et accompagnant les autres espéces sur la portion du circuit inscrite dans son territoire. Toutes les fois oú nous avons ainsi vu ensemble les participants d'une ronde et *cinerascens*, il s'agissait d'une réunion fortuite, jamais á proprement parler d'une association.

Hyliota violacea

Toutes nos observations de cette espéce concernent des oiseaux intégrés á des rondes. Nos données étant trop peu nombreuses, nous nous garderons cependant bien de nous prononcer catégoriquement sur son degré de fréquentation des groupements plurispécifiques d'insectivores qui semble trés élevé.

Megabyas flammulatus

Nous l'avons principalement observé dans des rondes plutôt qu'en dehors de celles-ci. Nos rencontres avec cet oiseau s'avérant peu nombreuses, nous ne pouvons rien dire de précis sur son taux de participation aux rondes.

Bias musicus

Nos nombreuses observations de cette espéce nous autorisent á dire qu'il ne s'agit aucunement d'un élément régulier des rondes. Sa présence n'y a été que trés occasionnellement constatée et, á chaque fois, elle nous parut fortuite. Le mode de chasse, ou plutôt de prospection du terrain, de cet oiseau ne s'accorde pas avec la progression des rondes : il procéde par bonds, á la recherche d'arbres riches en insectes (arbres en fleurs, essences attractives...) où il stationne un moment avant de repartir pour un autre point, souvent distant de plusieurs dizaines voire centaines de métres du précédent.

Batis minima

Nos données sur cette espéce demeurent fragmentaires. Nous ne pouvons que présenter un taux annuel de fréquentation des rondes de 59,09 % (N = 22).

Batis poensis

Bien que plus substantielles que celles de la précédente, nos informations sur cette espéce ne nous permettent cependant pas d'entrer dans le détail de l'évolution au long du cycle annuel de la participation aux rondes d'insectivores. Nous obtenons un taux global de 60,67 % (N = 89). Nous n'observons aucune différence statistiquement significative entre les données de la grande période des pluies et celles de la longue saison séche, seules saisons que notre matériel nous autorise á comparer.

Platysteira cyanea

À l'instar de celles recueillies sur l'espéce précédente, les données relatives à cet oiseau ne nous permettent d'avancer qu'un taux global de 35,64 % (N = 101) d'intégration aux rondes d'insectivores et une participation statistiquement équivalente lors des grandes saisons séche (44,74 % ; N = 38) et pluvieuse (34,88 % ; N = 43). Les valeurs obtenues pour ces deux derniéres saisons ne sont pas significativement différentes de celle (20 % ; N = 20) que fournit le regroupement des données relatives á la période de septembre á janvier.

Cette faible participation aux associations polyspécifiques d'insectivores n'est pas due á un grégarisme moins marqué de cet oiseau mais plutôt au fait que les rondes sont plus fréquentes en dehors, ou du moins ont un rayon d'action qui dépasse beaucoup les limites de la zone des habitations humaines qui constitue le biotope d'élection de ce gobe-mouche.

Diaphorophyia castanea

Nous avons recueilli sur cette espéce plus de données que sur les autres, aussi avons-nous pu approfondir quelque peu les analyses. Nous avons en particulier testé l'éventualité d'une variation du taux de fréquentation des rondes selon l'heure de la journée. L'examen par tranche horaire des 118 données obtenues en forêt naturelle au long du cycle annuel ne montre aucune variation statistiquement significative (χ^2 = 7,48, avec 10 ddl, 0,50 < P < 0,70). Ce résultat demeure si l'on analyse séparément les données recueillies á chaque saison : petite saison séche (N = 264, χ^2 = 5,01 avec 7 ddl, 0,50 < P < 0,70), grande saison des pluies (N = 500, χ^2 = 13,19 avec 9 ddl, 0,10 < P < 0,20), grande saison séche (N = 203, χ^2 = 1,67 avec 5 ddl, 0,80 < P < 0,90) et petite saison pluvieuse (N = 151, χ^2 = 10,55 avec 6 ddl, 0,10 < P < 0,20).

Cette indépendance du taux de participation aux rondes vis-á-vis du moment de la journée se trouve également confirmée par une analyse mensuelle des données, du moins pour les mois pour lesquels l'information est suffisamment représentative du

Source : MNHN, Paris

cycle journalier : janvier (N = 191, χ^2 = 4,56 avec 7 ddl, 0,70 < P < 0,80), février (N = 178, χ^2 = 3,09 avec 6 ddl, 0,70 < P < 0,80) et mars (N = 200, χ^2 = 6,64 avec 7 ddl, 0,50 < P < 0,70).

Si nous considérons globalement les données recueillies sur cette espèce, nous obtenons un taux de participation aux rondes de 59,35 %. Si nous distinguons les informations en forêt naturelle de celles dans les formations secondaires, les nouveaux pourcentages sont respectivement de 60,73 % et 53,68 %, différence statistiquement significative (χ^2 = 4,22 avec 1 ddl, 0,02 < P < 0,05). Si nous calculons cette fois en utilisant les pourcentages mensuels, nous obtenons une valeur moyenne de 64,74 % dans le primaire et de 52,52 % dans le secondaire, la différence n'est toutefois pas statistiquement significative (U = 38, $n_1 = n_2 = 12$).

En grande forêt, la variation saisonnière est très significative (χ^2 = 30,54 avec 3 ddl, P < 0,001) et oppose au reste de l'année la grande saison sèche qui voit une fréquentation des rondes particulièrement forte (fig. 84). Cependant, si l'homogénéité des petites saisons sèche et pluvieuse et de la grande saison sèche est statistiquement reconnue, il n'en va pas de même pour la longue période pluvieuse (février à mai) : χ^2 = 30,19 avec 3 ddl, P < 0,001.

L'évolution au long du cycle annuel du pourcentage mensuel de chasse en dehors des rondes (fig. 84), statistiquement très significative (χ^2 = 70,08 avec 11 ddl, P < 0,001), révèle deux pics : l'un en début de petite saison pluvieuse et l'autre en fin de petite saison sèche, début de la grande période de pluie. On remarquera également, du moins pour les mois de novembre à mars pour lesquels notre documentation est suffisante, la régularité de la variation d'une année à l'autre.

Dans les formations secondaires, les valeurs saisonnières et l'allure générale de la courbe évolutive des taux mensuels (fig. 85) suggèrent une variabilité de fréquentation des rondes très sem-

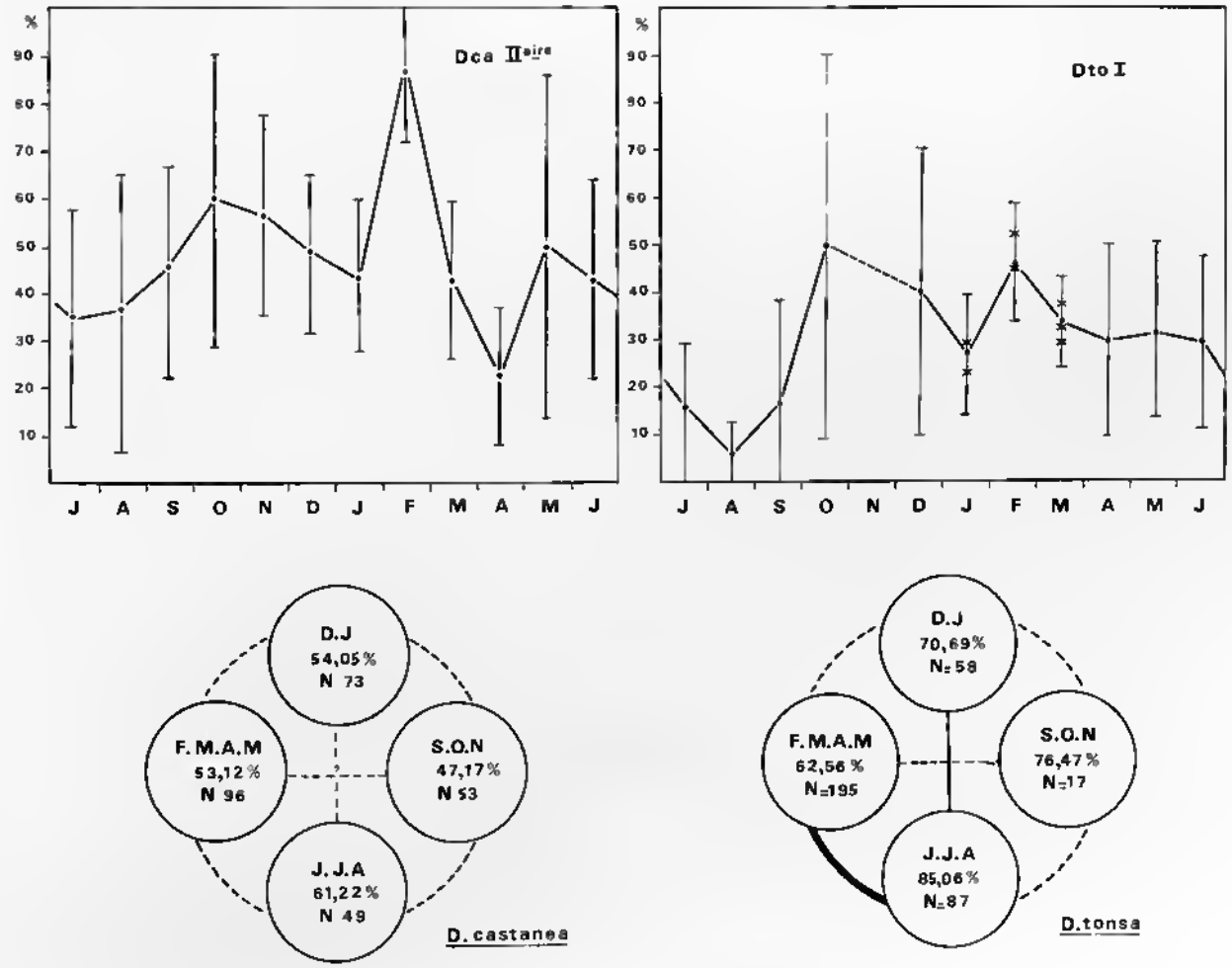
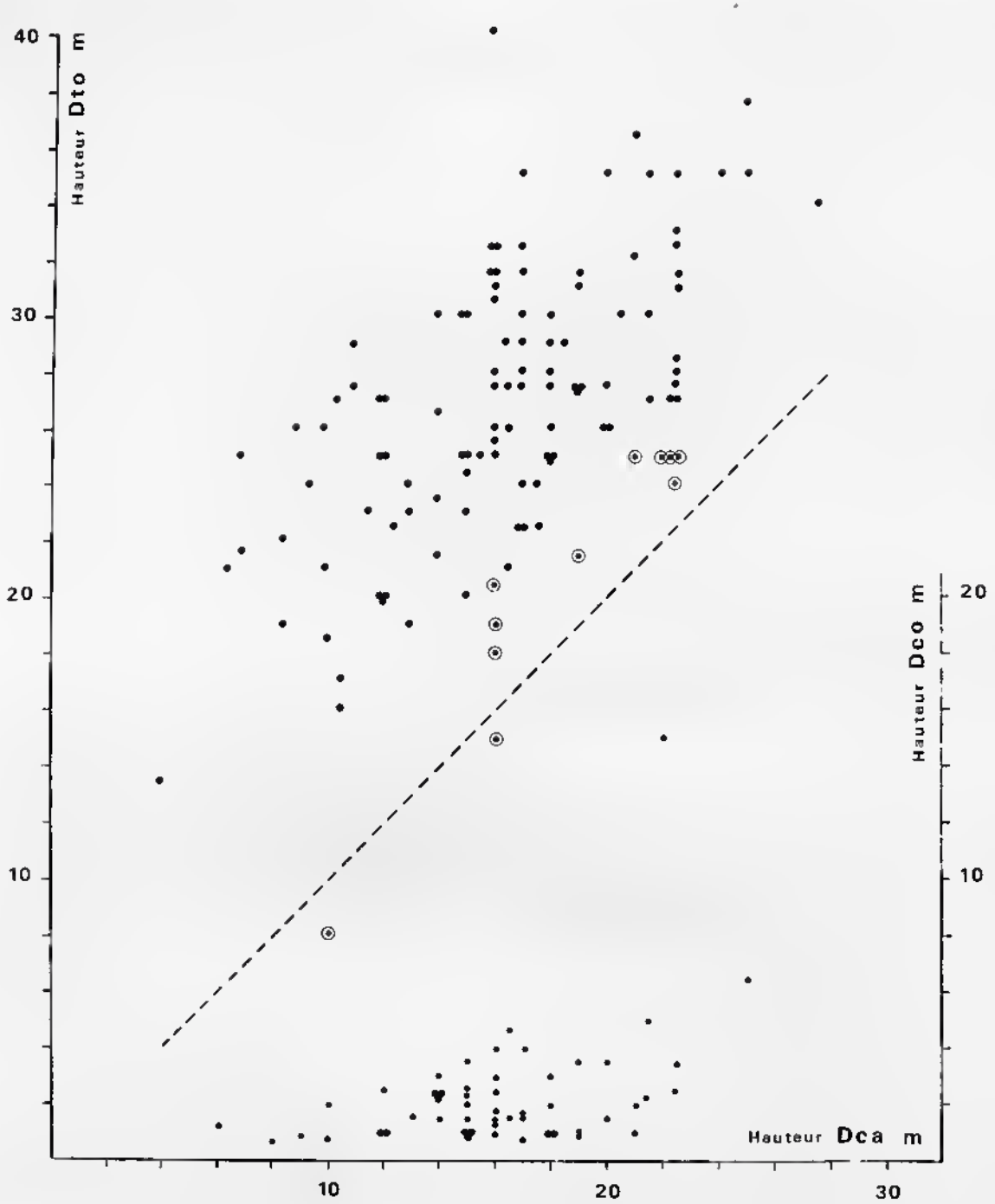


FIG. 85. — Participation de *Diaphorophyia castanea* (dans les formations secondaires, à gauche) et de *D. tonsa* (en forêt primaire, à droite) aux rondes d'insectivores. Cf. légende fig. 82. Pour *D. tonsa*, aux mois de janvier à mars, sont indiquées (x) les valeurs obtenues lors d'années différentes.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

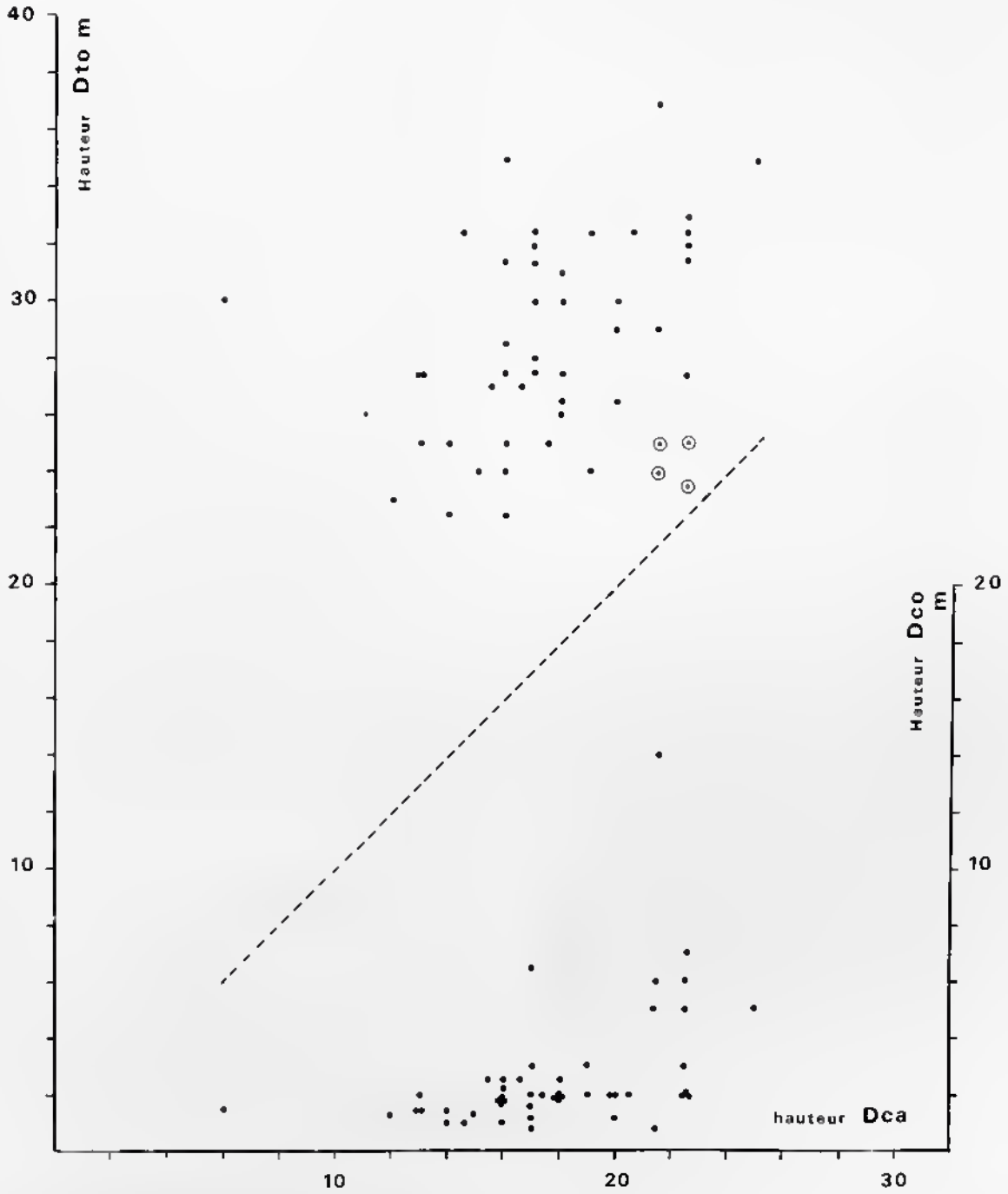


FIG. 86. — Corrélation entre les hauteurs de chasse de *Diaphorophyia castanea* et celles de *D. tonsa* et de *D. concreta* selon qu'ils sont tous ensemble dans une même ronde (à droite) ou selon que *castanea* n'est qu'avec *tonsa* ou qu'avec *concreta* (à gauche). Sur le graphique de gauche, les nuages de points, de part et d'autre de la ligne en tirets, sont indépendants : au-dessus, ils ne concernent que les rapports *castanea-tonsa*, au-dessous, *castanea-concreta*. Sur le graphique de droite, à une même hauteur de *castonea* correspond obligatoirement une hauteur de *tonsa* et une de *concreta*. Les symboles entourés indiquent les querelles (voir texte).

Source : MNHN, Paris

blable dans son déroulement temporel á celle de la forêt naturelle. Toutefois, aucune différence statistiquement significative n'apparaît en milieu secondaire dans les taux saisonniers (χ^2 = 2,03 avec 3 ddl, 0,50 < P < 0,70). En revanche la variation des taux mensuels est trés significative (χ^2 = 22,84 avec 10 ddl, 0,01 < P < 0,02).

La comparaison, saison par saison, des taux de participation aux rondes entre la grande forêt et les formations secondaires ne montre pas de différence significative pour la petite saison séche (χ^2 = 0,000 avec 1 ddl, P > 0,99), la grande et la petite saisons pluvieuses (respectivement et avec 1 ddl : χ^2 = 0,230, 0,80 < P < 0,90 ; χ^2 = 3,722, 0,05 < P < 0,10). En revanche, une différence significative apparaît pour la grande saison séche (χ^2 = 4,208 avec 1 ddl, 0,02 < P < 0,05) ; les oiseaux du secondaire chassent proportionnellement moins dans les rondes à cette saison que ceux du primaire.

Le matériel dont nous disposons permet aussi de prèciser certaines relations interspécifiques : en l'occurence, le partage de l'espace dans sa dimension verticale entre *D. castanea* et ses congénères *tonsa* et *concreta* dans la grande forêt, *chalybea* dans les formations secondaires.

La fig. 86 (gauche) confronte les hauteurs de chasse de *D. castanea* à celles de *D. tonsa* et de *D. concreta* quand il est en compagnie de l'un ou de l'autre, mais pas des deux á la fois. La ligne en pointillé matérialise les cas oú les deux espéces de chaque paire seraient á la même hauteur. La forme des nuages de points illustre bien l'existence de pressions interspécifiques : *tonsa* descend en même temps que *castanea* tandis que *concreta* ne s'éléve dans les strates basses que si *castanea* monte dans le haut des strates moyennes et dans la voûte. Ces interactions sont encore plus évidentes si l'on considére cette fois les hauteurs spécifiques des trois espéces lorsqu'elles sont ensemble (fig. 86, droite).

On observera que *tonsa*, chassant seul en compagnie de *castanea*, descend davantage en-dessous de la voûte forestière que lorsque *concreta* est lui aussi présent : 17,7 % des observations au-dessous de 22 m dans le premier cas, contre 0 % dans le second, différence hautement significative (χ^2 = 8,14 avec 1 ddl). En revanche, pour *concreta*, si 44,4 % des observations ont lieu au-dessus de 2 m quand il est seul avec *castanea*, contre 33,3 % seulement quand *tonsa* est également lá, la différence n'apparaît pas statistiquement significative (χ^2 = 0,89 avec 1 ddl). Ceci suggérerait une exclusion spatiale beaucoup plus vive entre *castanea* et *tonsa* qu'entre *castanea* et *concreta*. Toutefois, on remarque aussi que *castanea* descend plus dans la végètation quand il n'est qu'avec *tonsa* (21,2 % des observations au-dessous de 12 m) que lorsque *concreta* est également présent (4,2 % des contacts au-dessous de 12 m), la différence étant statistiquement significative (χ^2 = 7,24 avec 2 ddl). En revanche, il semblerait occuper davantage les hautes strates en présence de *tonsa*, seul (22,1 % des contacts au-dessus de 20 m) ou avec *concreta* (27,1 %), qu'avec *concreta* seul (14,8 %) ; les différences n'apparaissent toutefois pas statistiquement significatives. Finalement, *concreta*, beaucoup plus strict dans sa localisation verticale, ne paraît pas, ou du moins guére, empêcher *castanea* de descendre lorsqu'ils sont ensemble. Par contre, *tonsa* exerce une continuelle pression sur *castanea* qui, bien que trouvant là de denses feuillages propices á sa chasse, doit assidûment fréquenter les plus hauts niveaux du sous-bois et le bas de la voûte, pour exercer une véritable défense territoriale interspécifique.

Sur ces figures ont été indiquées les hauteurs auxquelles des querelles interspécifiques (attaques réelles d'une espéce par l'autre, non plus des manifestations intimidatrices á distance) ont été observées dans la minute qui a suivi la prise de contact avec les oiseaux. Il apparaît ainsi une distance d'intolérance d'environ 5 m entre *castanea* et *tonsa*, sans doute un peu plus faible entre *castanea* et *concreta*. Ceci illustre bien la territorialité interspécifique qui existe chez ces oiseaux.

Il s'avére instructif de calculer des indices de recouvrement des niches (par la formule de Pianka) pour la variable occupation verticale du milieu selon que chaque espéce chasse seule ou, au contraire, est avec un congénére ou encore avec les deux autres. Le tableau XXXII montre clairement un meilleur degré d'isolement spatial entre les espéces dans les rondes.

TABLEAU XXXII. — Variation de l'indice de recouvrement des niches pour la variable occupation verticale selon que les espéces de chaque paire chassent individuellement, en présence l'une de l'autre, ou en compagnie l'une de l'autre et de la troisième.

L'association *tonsa-concreta* en dehors de *castanea* n'a pas été observée.

	espéce seule	2 espéces ensemble	3 espéces ensemble
D castanea-D. concreta	0,1664	0,0470	0,0150
D. castanea-D. tonsa	0,2616	0,2818	0,1668
D. tonsa-D. concreta	0,0113	—	0

Dans les formations secondaires, il semble bien que les relations entre *D. castanea* et *D. blissetti chalybea* soient de même nature que celles entre *castanea* et *concreta* comme le suggére fortement la fig. 87. Nos données sont malheureusement trop peu nombreuses pour comparer des indices de recouvrement des niches.

Source : MNHN, Paris

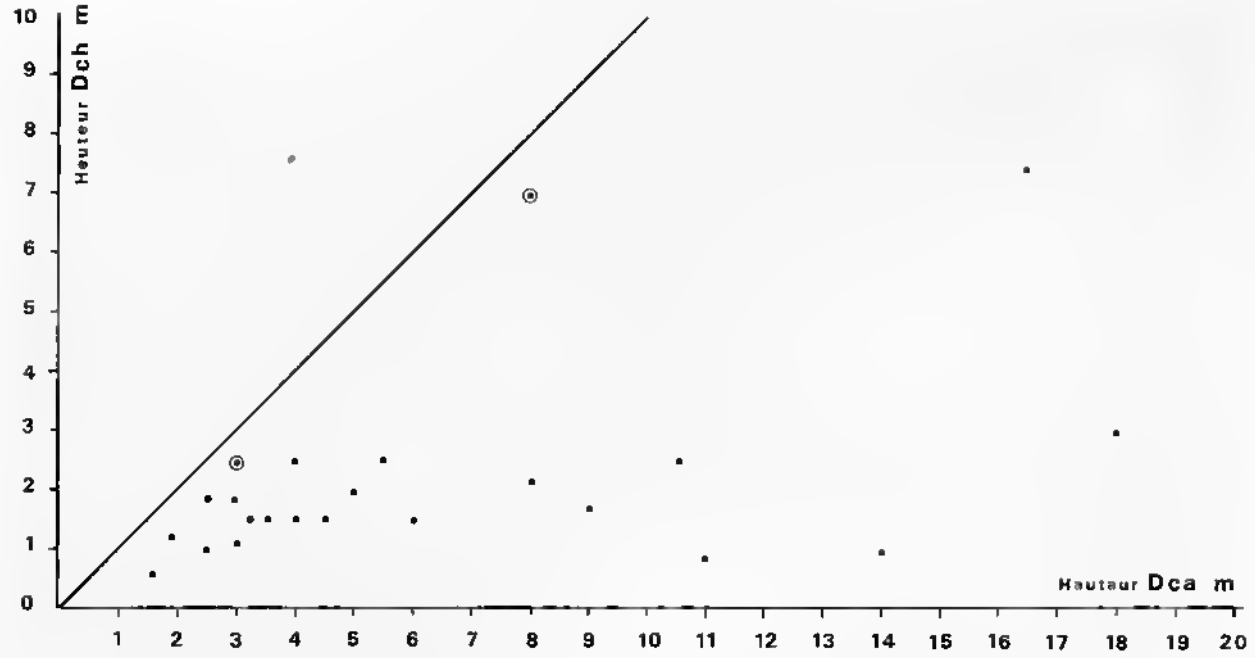


FIG. 87. — Relation entre la hauteur de chasse de *D. castanea* et celle de *D. b. chalybea* lorsqu'ils sont ensemble.

Diaphorophyia tonsa

Pour cette espèce, nous n'avons tenu compte que des données recueillies en grande forêt. Globalement, nous obtenons un taux annuel de participation aux rondes de 70,03 % (N = 357). Toutefois, si l'on tient compte de la variation saisonnière, le pourcentage devient alors de 75,66 %. Cette valeur est très élevée, aussi, compte tenu de la fréquentation quasi exclusive de cette espèce des niveaux supérieurs de l'architecture forestière, et du fait, qu'elle se signale davantage par ses vocalisations lorsqu'elle est dans une ronde, un biais serait à craindre qui aurait favorisé les contacts dans les bandes plurispécifiques au détriment de ceux où les oiseaux chassent seuls. Étant conscients de cela, nous avons donc toujours prêté une attention particulière à la détection de cette espèce partout où nous passions et en toutes circonstances. De ce fait, si le biais existe, ce que nous ne saurions nier, il n'est vraisemblablement pas excessif.

La variation au long du cycle annuel est illustrée par la fig. 85. On remarquera que les données recueillies pour le même mois, à des années différentes, fournissent des pourcentages très voisins. Cette évolution est hautement significative (après regroupement des mois de septembre à décembre pour rester dans les conditions d'application du test, $\chi^2 = 22{,}81$ avec 8 ddl, $P < 0{,}01$). Le découpage saisonnier montre que la participation aux rondes est la plus importante durant la grande saison sèche et diminue progressivement jusqu'à la grande saison des pluies.

Diaphorophyia blissetti chalybea

Globalement, le taux d'intégration aux rondes est de 40,23 % (N = 174) ou de 43,80 % si l'on calcule en utilisant les valeurs mensuelles. Il existe une variation saisonnière significative (fig. 88) : la proportion des observations dans les rondes est la plus faible durant les petites saisons des pluies et sèche ; elle double pendant la longue période pluvieuse et augmente encore très nettement lors de la grande saison sèche. La courbe des valeurs mensuelles (fig. 88) montre une évolution au long du cycle annuel relativement bien continue et statistiquement très significative ($\chi^2 = 36{,}29$ avec 8 ddl, $P < 0{,}001$).

Diaphorophyia concreta

Calculé sur l'ensemble des données recueillies au long de l'année, le taux moyen de participation aux rondes d'insectivores est de 63,18 % ou de 65,31 %

Source : MNHN, Paris

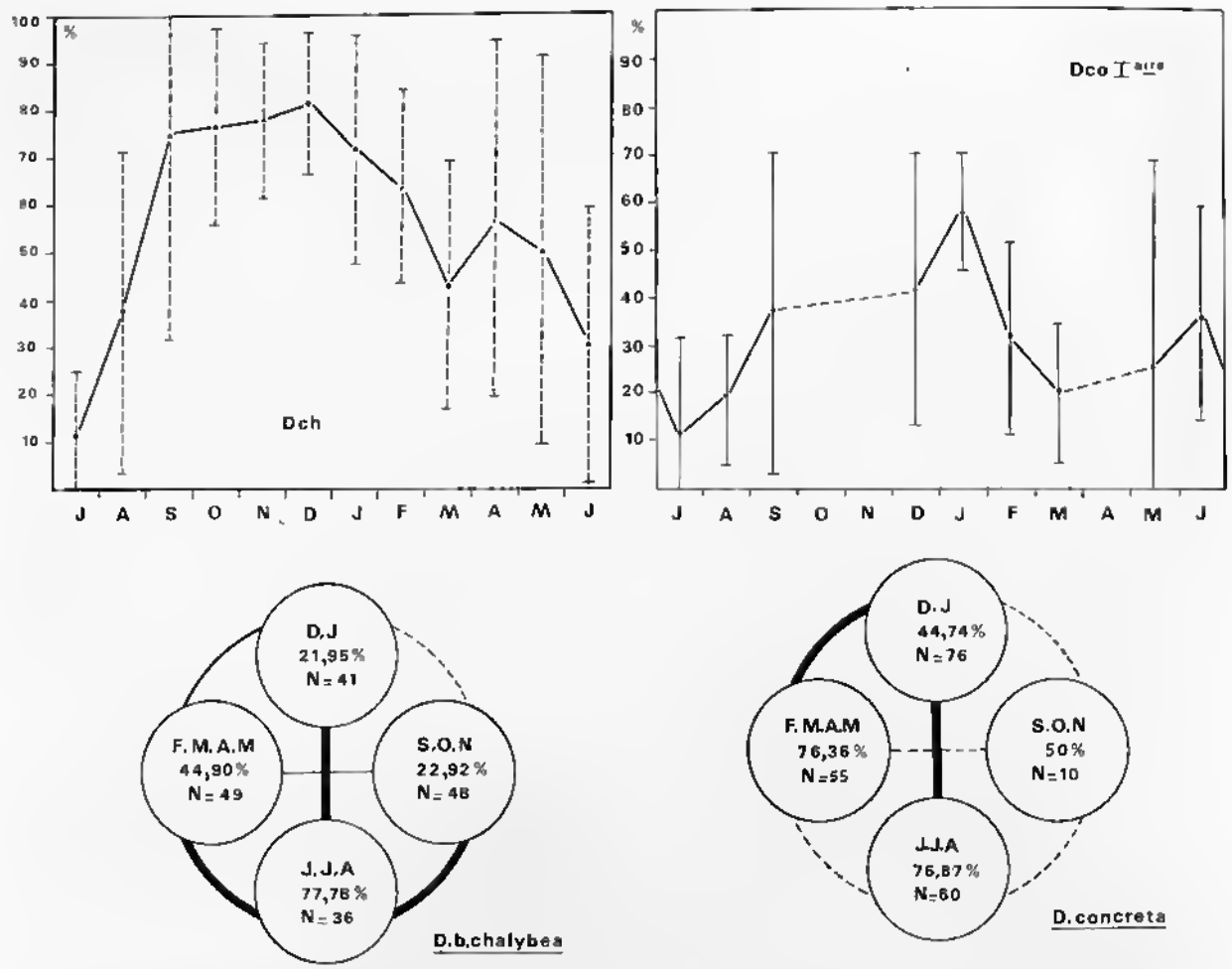


FIG. 88. — Participation de *Diaphorophyia blissetti chalybea* (dans les formations secondaires, à gauche), et de *D. concreta* (en forêt primaire, à droite) aux rondes d'insectivores. Cf. legende fig. 82.

si nous utilisons les valeurs mensuelles. La variation au long du cycle annuel (fig. 88) est hautement significative tant sur la base des pourcentages mensuels (χ^2 = 23,82 avec 5 ddl, P < 0,001) qu'á partir de l'évolution saisonniére (χ^2 = 19,94 avec 3 ddl, P < 0,001). Manifestement, l'intégration aux associations plurispécifiques est bien plus importante durant les grandes saisons pluvieuse et sèche (de février á août).

Erythrocercus mccalli

Rappelons que cette espéce vit en groupes. Il n'est donc pas surprenant que son taux de participation aux rondes soit de 98,25 %, calculé sur l'ensemble des données recueillies au long du cycle annuel (N = 171). Son comportement de chasse, si démonstratif, et son unité sociale la désignent comme un élément attractif et catalyseur dans l'organisation des regroupements polyspécifiques. Peut-être existe-t-il une légére variation saisonniére : 93,10 % (N = 29) en petite saison séche, 98,65 % (N = 74) en grande saison des pluies, 100 % durant la longue période sèche et la courte saison pluvieuse (N = 50 et N = 18 respectivement) ; toutefois ces différences ne sont pas statistiquement significatives.

Elminia longicauda

Bien que nombreuses, nos données montrent clairement que cet oiseau, qui vit lui aussi en groupes, est un élément régulier des rondes d'insectivores puisque nous obtenons un taux annuel de 77,42 % (N = 31). Apparemment, cette valeur serait réguliére au long de l'année.

Source : MNHN, Paris

Trochocercus nigromitratus

Il est intéressant de remarquer que cet oiseau qui vit en couple, est un participant très régulier des rondes d'insectivores dans la grande forêt, avec un taux annuel de 89,66 % (N = 58). Sans doute davantage de données appuieraient-elles une légère variation saisonnière, avec un maximum de présence dans les rondes en grande saison sèche (100 %, N = 22) et un minimum durant les courtes périodes pluvieuse et sèche (80,95 %, N = 21). Remarquons que ces deux valeurs diffèrent statistiquement : p = 0,048 d'après le test exact de Fisher.

Trochocercus nitens

Calculé sur l'ensemble des données, le taux de fréquentation des rondes est de 42,88 % (N = 793). Si nous séparons les informations recueillies en forêt primaire de celles obtenues dans les formations secondaires, les pourcentages sont respectivement 43,14 % et 41,61 % en utilisant globalement les données annuelles ou 47,24 % et 42,54 % à partir des taux mensuels. En aucun cas, la différence entre les deux types de milieux n'est statistiquement significative.

En forêt naturelle, la variation saisonnière est hautement significative (fig. 89) : $\chi^2 = 23{,}88$ avec 3 ddl, $P < 0{,}001$ en utilisant un découpage en saisons et $\chi^2 = 41{,}30$ avec 11 ddl, $P < 0{,}001$ à partir des fréquences mensuelles. Les grandes périodes sèche et pluvieuse, par leurs taux plus importants, s'opposent aux deux autres saisons. On remarquera également la très bonne concordance des valeurs obtenues, en des années différentes, pour les mois de novembre à mars.

Dans les formations secondaires (fig. 89), le schéma évolutif semble le même ; toutefois, ni la

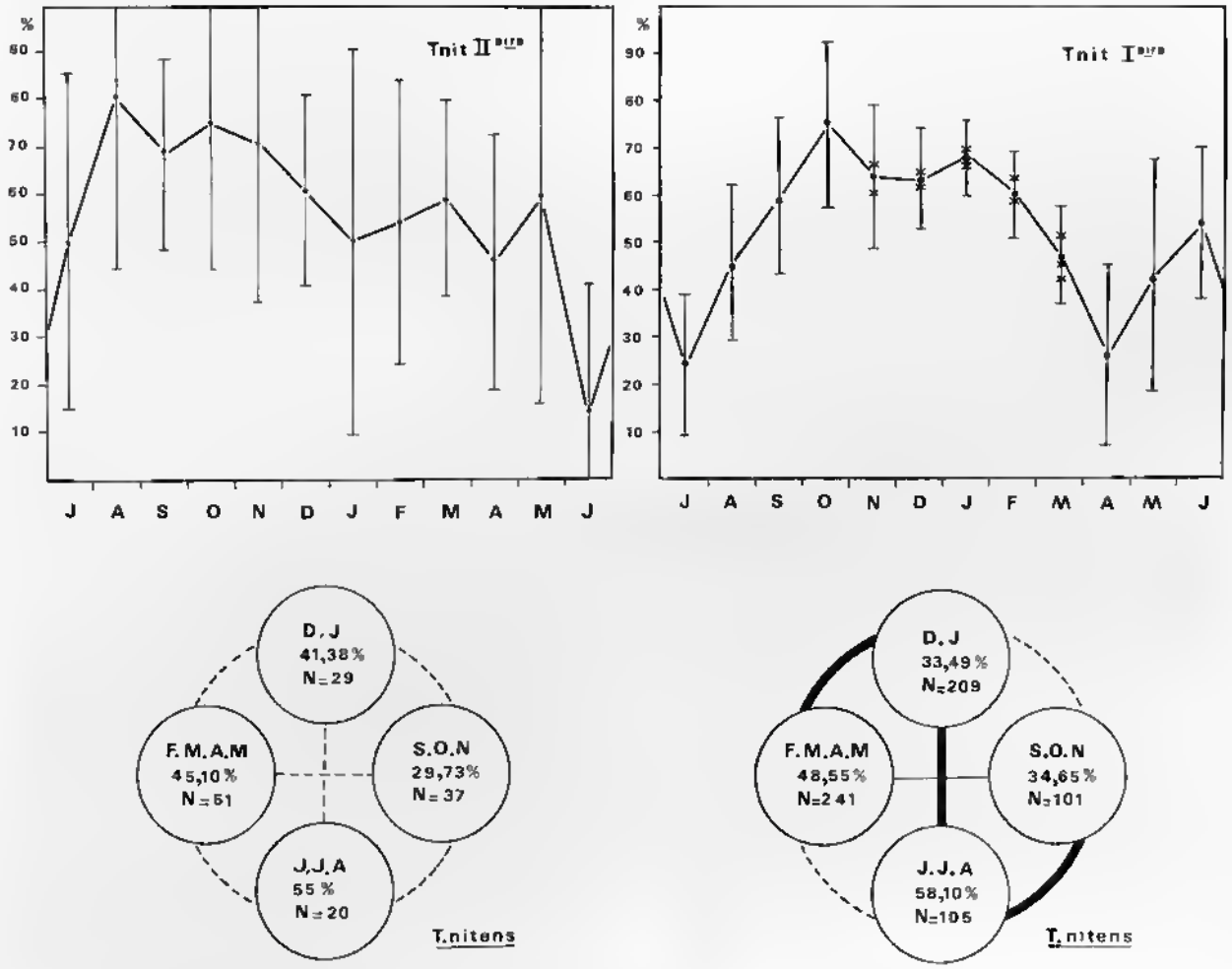


Fig. 89 — Participation de *Trochocercus nitens* aux rondes d'insectivores : à gauche, dans les formations secondaires ; à droite, en forêt primaire. Cf. légende fig. 82. Aux mois de novembre à mars sont indiquées (x) les valeurs obtenues lors d'années différentes.

Source : MNHN, Paris

variation mensuelle (χ^2 = 8,29 avec 6 ddl, 0,20 < P < 0,30), ni les changements saisonniers (χ^2 = 3,99 avec 3 ddl, 0,20 < P < 0,30) ne sont statistiquement significatifs, pas plus d'ailleurs que les différences, saison par saison, entre les deux types de milieux.

Terpsiphone rufiventer

Nous ne pouvons malheureusement fournir aucune donnée quantitative sur la régularité de la participation de cet oiseau aux rondes d'insectivores. Nos observations, notamment celles effectuées en août 1981 dans la réserve de la Lopé, suggérent fortement que ce que nous pouvons dire à propos de *T. batesi* s'applique également á cette espéce.

Terpsiphone viridis

En considérant globalement toutes les données recueillies, nous obtenons un taux annuel de participation aux rondes de 23,98 % (N = 367) et un pourcentage mensuel moyen de 25,40 %.

Tant les changements saisonniers que l'évolution mensuelle au long du cycle annuel (fig. 90) sont statistiquement significatifs : χ^2 = 26,56 avec 3 ddl (P < 0,001) pour l'analyse par saisons et χ^2 = 35,31 avec 9 ddl (P < 0,001) pour celle par mois. Il apparaît clairement une plus forte propension á la fréquentation des rondes durant les grandes périodes pluvieuse et séche par rapport aux deux autres saisons.

Terpsiphone batesi

Notre matériel sur cette espéce étant conséquent, nous avons pu, comme pour *Diaphorophyia castanea*, rechercher une éventuelle variation du taux de fréquentation des rondes selon l'heure de la journée. De fait, une analyse s'appuyant sur toutes les données recueillies en forêt primaire montre une hétérogénéité statistiquement significative (χ^2 = 27,81 avec 10 ddl, 0,0001 < P < 0,001) : l'espéce s'intégre moins au rondes en fin d'aprés-midi, aprés 16 h. Toutefois, si nous procédons à une analyse saison par saison, la tendance subsiste, mais elle n'est significative que durant la petite saison des pluies (χ^2 = 9,98 avec 3 ddl, 0,01 < P < 0,02). On remarquera aussi qu'aucune variation significative n'apparaît si l'on analyse séparément les mois de janvier, février et mars, pour lesquels nos données permettent de distinguer au moins 6 tranches horaires au cours de la journée.

Pour mesurer l'ampleur d'un biais éventuellement introduit par cette variation horaire, nous avons analysé notre matériel, d'une part, en tenant compte de toutes les observations et, d'autre part, en ne retenant que celles obtenues avant 16 h. Si les taux de participation se trouvent trés légèrement relevés dans le second cas, ils ne le sont cependant pas de maniére statistiquement significative et suivent exactement les mêmes variations que lorsqu'on regroupe l'ensemble des informations. Devant ce résultat, nous présenterons donc, par souci d'homogénéité avec les autres espéces, l'analyse fondée sur l'ensemble des données.

Globalement, sans distinction de milieu, le taux annuel de fréquentation des rondes est de 73,84 % (N = 906) ; il est de 73.75 % si l'on ne considére que les données en grande forêt (N = 819) et de 74,71 % dans les formations secondaires (N = 87), ces deux derniéres valeurs ne sont, statistiquement, pas significativement différentes. Pour la forêt naturelle, nous pouvons calculer un taux mensuel moyen de 75,94 %. *T. batesi* apparaît donc comme un élément trés régulier des groupements pluri-spécifiques de chasse des insectivores : sa détection ne posant pas de grosses difficultés, des biais d'observation ne paraissent pas devoir être redoutés.

Les données recueillies dans les formations secondaires, trop fragmentaires, ne montrent pas de variation significative (χ^2 = 3,93 avec 3 ddl, 0,20 < P < 0,30). Pour les diverses saisons nous obtenons les pourcentages, dans les rondes, suivants (les différences ne sont cependant pas significatives) :

Petite saison séche	78,57 % (N = 14)
Grande saison des pluies	61,76 % (N = 34)
Grande saison séche	84,62 % (N = 26)
Petite saison des pluies	84,62 % (N = 13)

Dans la grande forêt, l'analyse saisonniére (fig. 90) montre une variation significative (χ^2 = 22,24 avec 3 ddl, P < 0,001) qui oppose aux autres la grande saison séche quand l'intégration aux rondes est trés importante. On remarquera toutefois que seule la grande période séche parmi les saisons que nous avons définies est statistiquement homogéne (χ^2 = 1,09 avec 2 ddl, 0,50 < P < 0,70) ; les autres montrent des différences mensuelles significatives (petite saison séche : χ^2 = 5,94 avec 1 ddl, 0,01 < P < 0,02 ; grande période pluvieuse : χ^2 = 10,54 avec 3 ddl, 0,01 < P < 0,02 ; petite saison des pluies : χ^2 = 7,34 avec 2 ddl, 0,02 < P < 0,05). La variation mensuelle au long du cycle annuel (fig. 90), hautement significative (χ^2 = 47,24 avec 11 ddl, P < 0,001), montre les proportions les plus faibles d'intégration aux rondes en début de grande période pluvieuse. Ici encore les valeurs obtenues pour des années différentes concordent bien, au moins pour les mois de novembre á mars, pour lesquels les données sont suffisantes pour examiner cette variabilité.

Source : MNHN, Paris

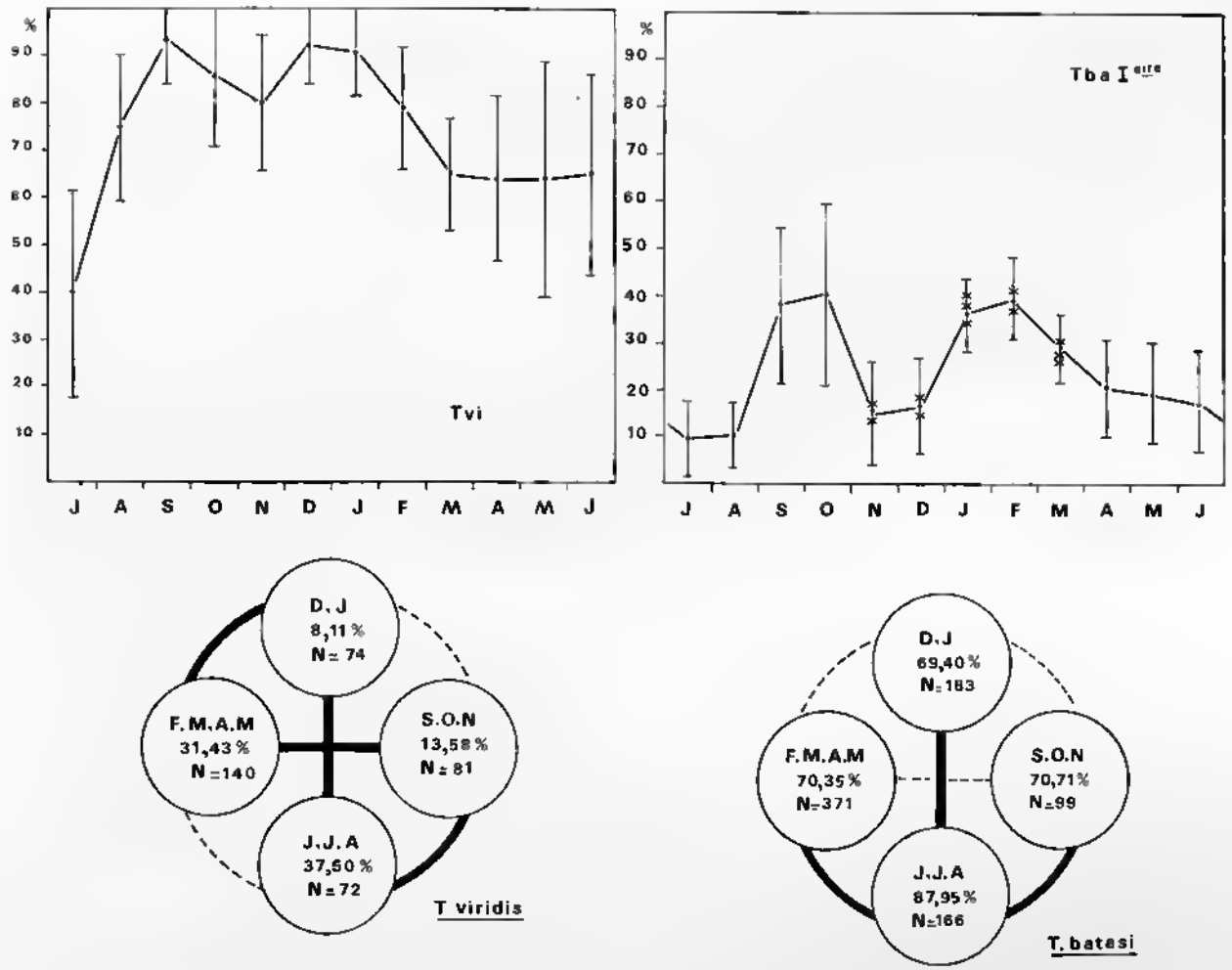


FIG. 90 — Participation de *Terpsiphone viridis* (dans les formations secondaires, à gauche) et de *T. batesi* (en forêt primaire, à droite). Cf. légende fig. 82. Aux mois de novembre à mars sont indiquées (x) les valeurs obtenues pour *batesi* lors d'années différentes.

2) Discussion

Les données que nous venons de présenter montrent clairement que le taux de participation aux rondes varie beaucoup d'une espèce à l'autre et, pour une même espèce, fluctue au gré des saisons. Nous remarquerons tout d'abord que ces pourcentages d'intégration aux associations polyspécifiques ont été obtenus en recherchant tous les gobe-mouches en chasse, et non pas en ne dénombrant que les oiseaux participant aux rondes. La quasi totalité des études antérieures fournissent des chiffres établis en rapportant les occasions où une espèce donnée était présente dans une ronde au nombre total de rondes observées. Il est évident que de telles données sont difficilement interprétables. En revanche, celles que nous avons recueillies par notre méthode (cf. aussi Davis 1946, Moynihan 1962 et McClure 1967) constituent une mesure de la propension des diverses espèces à s'intégrer aux rondes et permettent, en outre, d'aborder le problème sous un autre angle en posant la question : « quand les oiseaux se joignent-ils ou ne se joignent-ils plus aux bandes plurispécifiques ? »

Pour que des représentants d'une espèce se regroupent avec d'autres oiseaux d'espèces différentes et s'associent à eux pour chasser, il leur faut certes montrer une certaine appétence sociale à leur égard mais encore être en leur présence. Ce truisme n'a pourtant guère retenu l'attention. Il implique que soient nécessairement pris en compte les rayons d'action, donc les domaines vitaux, des divers participants. En effet, pour qu'une ronde se constitue et se perpétue, il importe que les individus des

Source : MNHN, Paris

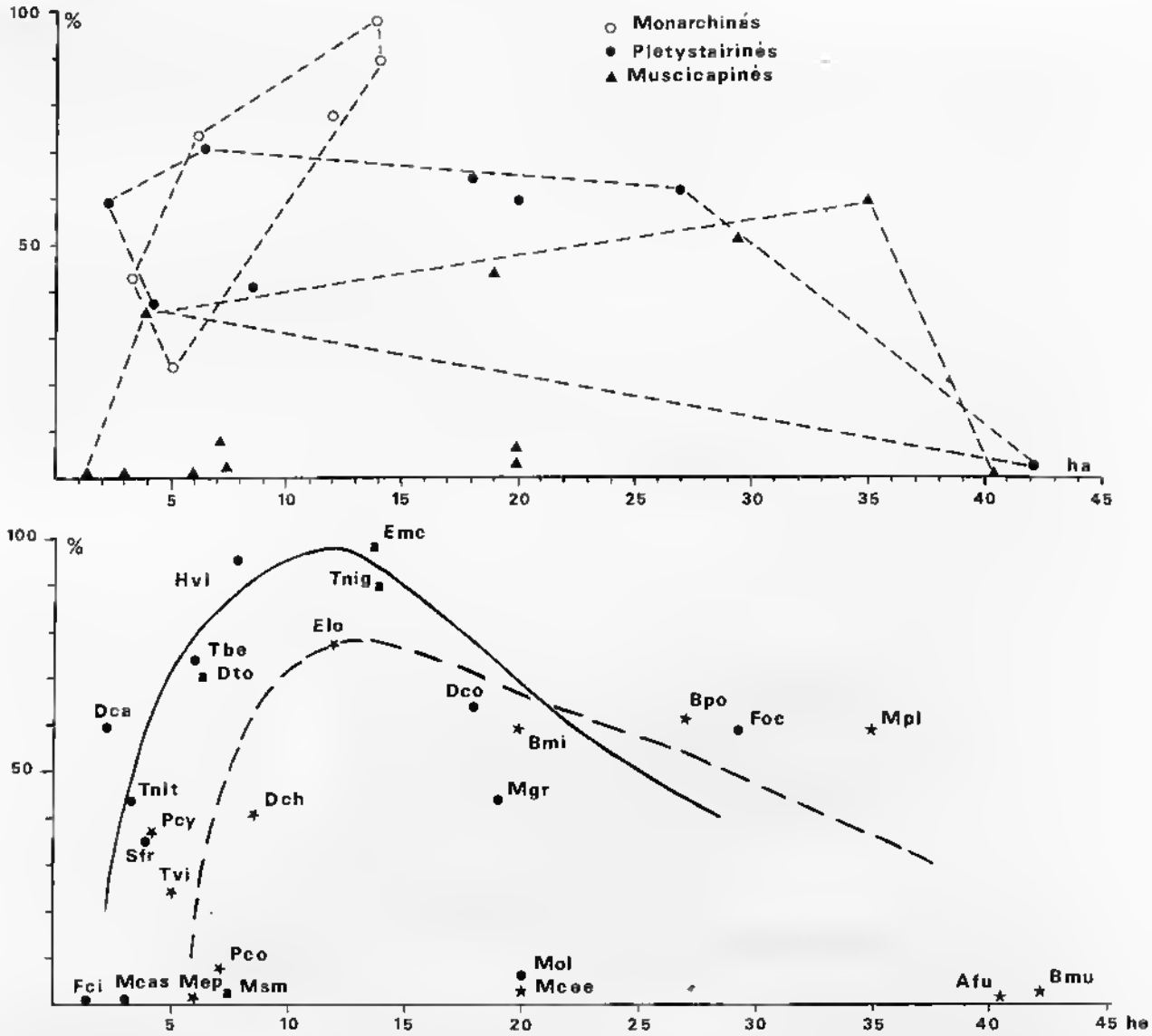


FIG. 91. — Relation entre la surface des domaines vitaux (abscisses) et le taux annuel de participation aux rondes d'insectivores (ordonnées). En haut : analyse selon les sous-familles. En bas : analyse selon le milieu (forêt primaire : cercles pleins et courbe en trait continu ; formations secondaires : astérisques et courbe en trait discontinu).

diverses espèces s'associant focalisent leurs activités, canalisent et synchronisent leurs déplacements. Dans ces conditions, la ronde sera d'autant plus importante en nombre d'espèces que les domaines vitaux de ses constituants se superposent davantage. Par conséquent, le taux de participation aux rondes devrait fluctuer non seulement en fonction du degré d'appétence sociale mais aussi selon la surface des domaines vitaux. Des oiseaux, qui s'associent systématiquement aux rondes lorsqu'ils en ont la possibilité, seront d'autant plus détectés isolément par l'observateur que leurs domaines vitaux sont très petits par rapport à ceux des espèces qui constituent le corps des rondes. Autrement dit, les unités sociales des espèces aviennes présentes en un lieu nécessitent, pour constituer des associations durables, une surface commune telle qu'elles puissent s'y regrouper, établir des liens sociaux entre elles et exploiter ensemble le milieu, ceci pendant un temps suffisant pour que les participants en tirent un ou des avantages supérieurs à celui ou ceux dont ils bénéficieraient en chassant séparément. Ces considérations spatiales sur les membres des rondes conduisent, tout naturellement, à ne pas tenir ces dernières pour des unités stables, parfaitement circonscrites dans le

Source : MNHN, Paris

temps et dans l'espace, sauf dans des cas extrêmes où les domaines vitaux et les rythmes d'activité de tous les participants coïncideraient parfaitement. Nous concevons ainsi mieux la dynamique de ces rondes (variations de la composition spécifique, fractionnements en groupes qui s'éloignent chacun de leur côté, ou qui se rejoignent, remplacements d'individus par d'autres de la même espèce...) et aussi la multiplicité de leurs types.

La fig. 91 met en relation le taux annuel de participation aux groupements plurispécifiques de chasse des divers gobe-mouches gabonais avec la surface moyenne de leurs domaines vitaux, du moins pour les espèces pour lesquelles nous avons pu mesurer les deux variables. Si nous considérons séparément les trois sous-familles (fig. 91, haut), seuls les Monarchinés montrent une corrélation positive et significative entre le taux d'intégration aux rondes et la surface des domaines vitaux (coefficient de corrélation de rang de Spearman $r_s = 0{,}886$; $P < 0{,}05$).

Il est intéressant d'ouvrir ici une parenthèse et d'examiner la répartition des taux spécifiques de participation aux rondes à l'intérieur de chaque sous-famille (tableau XXXIII). Il apparaît nettement que les Muscicapinés chassent essentiellement en dehors des rondes : 9 espèces sur 13 n'y sont qu'accidentelles (< 10 %). Toutefois, deux sont accessoires (25-50 %) : *Stizorhina fraseri* et *Myioparus griseigularis* et deux autres régulières : *Fraseria ocreata* et *Myioparus plumbeus*. Chez les Platysteirinés, nous ne notons qu'une seule espèce accidentelle : *Bias musicus* et une permanente (> 75 %) : *Hyliota violacea*, les autres sont accessoires ou, surtout, régulières (50-75 %). Remarquons que nous avons inclus *Megabyas flammulatus* dans les participants réguliers et *Hyliota violacea* dans les permanents, en admettant que nos faibles échantillons soient quand même représentatifs de la propension de ces oiseaux à s'associer aux groupes plurispécifiques. Mis à part *Terpsiphone viridis* épisodique et *Trochocercus nitens* accessoire, les Monarchinés sont des membres réguliers ou permanents des rondes. Nous avons considéré que *Terpsiphone rufiventer* et *T. batesi* manifestaient la même propension à l'association. Si nous rangeons les diverses espèces selon leurs taux de participation aux rondes mais cette fois dans des intervalles de classes de 10 %, nous calculons un barycentre de 66,4 % pour les Monarchinés, 56,0 % pour les Platysteirinés et de seulement 18,1 % pour les Muscicapinés. Ces valeurs font suspecter une relation entre la propension à se joindre aux bandes plurispécifiques et les modalités de la recherche de nourriture. Nous remarquons de suite que les espèces inscrites dans les accidentelles sont toutes des chasseurs à l'affût, qui capturent essentiellement, pour ne pas dire en totalité, leurs proies sur l'aile et dont les secteurs de chasse se présentent en taches disséminées sur le domaine vital. Cette constatation de la très faible fréquentation des rondes par les « gobe-mouches typiques » avait déjà été faite par d'autres auteurs, notamment Willis (1972a) et surtout Bushkirk (1976). Nous reviendrons là dessus plus loin quand nous discuterons les avantages dont peuvent bénéficier les participants aux rondes. D'une manière générale, des espèces épisodiques aux permanentes, le mode de chasse évolue dans le sens d'une utilisation de plus en plus spécialisée de la faune invertébrée des feuillages, lors d'une prospection systématique de la végétation, accompagnée d'une complication croissante des comportements de recherches des proies : il est assez symptomatique de trouver en fin de série *Hyliota* qui est un actif fouilleur de feuillages et des Monarchinés sur les postures et gestes desquels nous avons déjà longuement insisté. On remarquera aussi que le fait, pour certaines espèces, de vivre en groupes monospécifiques, renforce leur participation aux rondes (cas de *Fraseria ocreata*, *Elminia longicauda* et *Erythrocercus mccalli*).

Reprenons maintenant la relation entre le taux annuel de fréquentation des rondes et la surface des domaines vitaux mais cette fois en séparant les espèces selon que les données ont été recueillies en forêt naturelle ou dans les formations secondaires (fig. 91, bas). Si nous éliminons les espèces dont la participation aux rondes n'est qu'accidentelle, ou même si nous considérons simplement que *Muscicapa olivascens* et *M. caerulescens* se localisent, ou

TABLEAU XXXIII. — Répartition par sous-famille des espèces selon leur taux annuel de participation aux rondes d'insectivores

	Accidentelle < 10 %	Épisodique 10-25 %	Accessoire 25-50 %	Régulière 50-75 %	Permanente > 75 %	N
Muscicapinés	9	0	2	2	0	13
Platysteirinés	1	0	2	6	1	10
Monarchinés	0	1	1	2	3	7
Ensemble	10	1	5	10	4	30

Source : MNHN, Paris

mieux, concentrent en permanence leur activité sur des surfaces réduites à l'intérieur de leurs grands territoires de sorte que, vis-à-vis des rondes, tout se passe comme s'ils n'avaient en fait que de petits domaines vitaux, nous pouvons tracer, par ajustement visuel, une courbe pour chaque milieu. Ces deux courbes, décalées essentiellement en ordonnée, confirment la tendance à des taux de fréquentation des rondes inférieurs dans les formations secondaires. Dans les deux milieux, il apparaît que le taux de participation aux rondes croît régulièrement en fonction de l'augmentation des surfaces des domaines vitaux jusqu'à une superficie d'une dizaine d'hectares (peut-être moins, notamment en forêt naturelle), au-delà de laquelle ce taux diminue à mesure que les domaines s'élargissent.

Précisons ici que nous avons recherché une éventuelle corrélation entre le taux de participation aux rondes et la localisation verticale des espèces durant leur chasse (exprimée par le barycentre des distributions). Nous n'avons décelé aucune relation statistiquement significative. Seuls les Muscicapinés montrent une tendance à l'augmentation des taux d'intégration aux rondes selon que les niveaux architecturaux forestiers exploités sont plus élevés, (coefficient de corrélation de rang de Kendall : τ = 0,356, P = 0,054). Or, nous avons vu plus haut que, dans cette sous-famille, il existait une première relation positive et significative (τ = 0,815, P = 0,0001) entre la hauteur de chasse et la surface des domaines vitaux, et une seconde corrélation positive mais non significative (τ = 0,295, P = 0,09), entre le taux de participation aux rondes et la superficie des domaines. On peut donc craindre que le τ de 0,356 ne reflète que l'interaction de ces deux corrélations. De fait, le coefficient de corrélation partielle de Kendall fait tomber τ de 0,356 à 0,207. Bien que nous ne puissions pas tester sa signification statistique (Siegel 1956), il nous paraît peu probable qu'un tel coefficient traduise une réelle corrélation.

Il est donc évident qu'un taux donné de participation aux rondes peut ne pas avoir la même signification selon que les domaines vitaux de l'espèce en cause sont petits ou très grands. Dans le premier cas, les oiseaux, même s'ils montrent une très forte propension à s'intégrer aux rondes, ne sont en mesure de le faire que dans l'étroite marge de possibilités offerte par la faible probabilité qu'ils ont d'en rencontrer une sur leur territoire. Dans le second cas, il est indéniable que les conditions sont telles qu'un taux de 100 % pourrait être la règle et on pourrait penser que, par conséquent, les oiseaux qui n'y satisfont pas, ne trouvent pas dans les associations polyspécifiques des avantages supérieurs à ceux dont ils bénéficient en chassant séparément. Remarquons aussi que, dans le cas présent des gobe-mouches, les espèces à très vastes domaines habitent des milieux fort ouverts (formations secondaires ou localisation dans les couronnes des plus hauts arbres), de sorte que leurs taux de participation aux rondes peuvent être réduits par le simple fait que ces dernières ne fréquentent généralement pas ou peu ces types d'habitats discontinus qu'ils occupent.

Il semblerait ainsi que la majeure partie des espèces permanentes des rondes aient des domaines vitaux compris entre 8 et 12 ha. Il serait intéressant de le vérifier en ne considérant plus seulement les gobe-mouches mais en incluant toutes les espèces qui participent aux bandes de chasse. Sans entrer dans le détail (cf. notamment les travaux de Brosset 1969 et 1974), nous pouvons évoquer ici les espèces qui nous paraissent s'inscrire parmi les plus constantes dans les rondes : *Ceuthmochares aereus* (Cuculidae), *Halcyon malimbicus* (Alcedinidae), *Tockus hartlaubi, T. camurus* (Bucerotidae), *Campethera caroli, C. nivosa* (Picidae), *Trichastoma fulvescens, T. rufipennis* (Timaliidae), *Criniger barbatus, C. calurus, Bleda syndactyla, B. eximia, Phyllastrephus xavieri, P. icterinus* (Pycnonotidae), *Apalis rufogularis, Sylvietta denti, Camaroptera superciliaris, Macrosphenus flavicans* (Sylviidae), *Dicrurus atripennis* (Dicruridae), *Sigmodus caniceps* (Prionopidae), *Oriolus brachyrhynchus* (Oriolidae), *Anthreptes fraseri* (Nectariniidae), *Malimbus nitens* et autre Malimbes (Ploceidae). Il ne nous paraît pas déraisonnable d'admettre que les domaines vitaux de beaucoup de ces espèces s'inscrivent dans une surface moyenne de 8 à 12 ha, en grande forêt. Nous n'avons pas mentionné dans la liste ci-dessus des oiseaux comme *Alethe castanea, Neocossyphus rufus* et *N. poensis* qui dépendent entièrement des nappes de chasse des fourmis Dorylides. Dans ce dernier cas, les rondes sont à proprement parler des agrégats d'oiseaux autour d'une source de nourriture libérée par l'activité des fourmis dont les déplacements s'effectuent selon des directions différentes d'un raid à l'autre, à partir d'un nid épisodiquement déplacé (Johnson 1954, Willis 1967, 1972a, Willis et Oniki 1978, Brosset 1969, obs. pers.).

Il est bon de donner maintenant les caractéristiques des rondes dans notre zone d'étude à partir de nos observations personnelles et de celles de Brosset (*loc. cit.*).

Certains auteurs comme McClure (1967) en Malaisie, distinguent les rondes de la voûte de celles du sous-bois. Brosset (*loc. cit.*) considère certes les deux catégories mais insiste, avec raison, sur la difficulté de les séparer avec précision. En effet, selon leur composition, les rondes regrouperont, ou non, davantage d'oiseaux propres aux strates les plus hautes que d'espèces localisées dans le sous-

Source : MNHN, Paris

bois. De plus, les choses sont compliquées par le fait que si certaines espéces paraissent effectivement fort exclusives dans leur choix des niveaux architecturaux forestiers (oiseaux typiquement de la voûte ou au contraire des basses pousses du sous-bois), bon nombre d'autres se montrent trés éclectiques.

La composition des rondes est fort variable tant dans la richesse spécifique que dans l'abondance des individus. Remarquons tout de suite qu'en raison des difficultés d'observation en forêt, il est toujours malaisé, souvent même impossible, de recenser toutes les espéces et de dénombrer tous les individus qui participent á une ronde : s'il faut certes une bonne vue, une excellente connaissance des vocalisations des diverses espéces est indispensable. D'une maniére générale, comme Munn et Terborgh (1979) et Powell (1980), Brosset et nous, avons noté qu'une ronde donnée ne comprenait qu'une seule unité sociale de chaque espéce : le couple et sa progéniture, dans la grosse majorité des cas. À ce propos, il est bon de préciser que presque toutes les espéces sont territoriales ; seuls des oiseaux comme *Andropadus latirostris* et aussi certains souïmangas, tels *Nectarinia olivacea* ou *N. cyanolaema*, possédant une organisation sociale trés complexe, ne défendent pas, la plupart du moins, de territoire défini.

Il existe une évolution saisonniére du taux de participation aux rondes que nous avons démontrée pour les gobe-mouches mais qui concerne aussi les autres espéces. Des variations au long du cycle annuel ont été mises en évidence, ou du moins suggérées, ailleurs. Nous pouvons ici évoquer les rondes de petits passereaux des milieux tempérés qui ont essentiellement lieu en hiver, durant la mauvaise saison (voir par ex. Stresemann 1917, Hartley 1953, Rand 1954, Erard 1960, Gotshen 1960, Ogasawara 1965, Morse 1970, Ulfstrand 1975, Herrera 1979). Gannon (1934) et Sedgwick (1949) notent qu'en Australie, les rondes sont plus évidentes durant les mois d'automne et d'hiver. En Malaisie, McClure (1967) trouve, durant la période internuptiale, davantage de bandes plurispécifiques regroupant plus d'espéces et d'individus, tandis que Fogden (1972) signale une taille maximum de ces associations durant la période hivernale á Bornéo. Au Brésil, Davis (1946) met en évidence une augmentation du nombre des rondes durant la période prénuptiale, rondes qui sont également plus cohérentes, plus compactes et plus stables que celles qui se forment durant la période de nidification. Enfin, essentiellement á partir de données obtenues á Barro-Colorado, Panama, Willis (1972a) montre que les *Hylophylax naevioides*, Formicariidae, qui chassent ailleurs qu'autour des nappes de fourmis (*ca* 40 % des individus) tendent á s'associer un peu moins aux rondes (30 %) durant la période de reproduction qu'en dehors de celle-ci (55 %). Nos propres observations prouvent, chez les participants aux rondes, une propension nettement plus forte au grégarisme plurispécifique durant la grande saison séche et même pendant la longue saison des pluies qui la précéde, c'est-á-dire essentiellement (du moins pour la majorité des gobe-mouches) en dehors des périodes d'intense reproduction. Cela ne signifie pas une réduction du nombre des rondes durant les petites saisons des pluies et séche ; nous pensons plutôt que la fréquence des bandes polyspécifiques demeure sensiblement la même au long de l'année. En revanche, durant la grande saison séche — saison la plus contraignante aux plans climatique et alimentaire — les associations plurispécifiques apparaissent beaucoup plus durables et regroupent davantage d'espéces qu'aux autres saisons. En effet, elles ne se dissocient pas : les oiseaux qui les composent demeurent en permanence dans le même secteur, le groupe se resserre lors des périodes de recherche collective et intensive de la nourriture mais se relâche lors des phases de repos, ou lorsque le degré d'activité de chasse s'atténue. Elles se composent toujours au moins d'une trentaine d'espéces et même souvent bien davantage. La plus grosse ronde qu'il nous ait été donné d'observer regroupa, pendant la journée du 26 août 1976, au moins 71 espéces identifiées á vue et á l'ouïe ; les domaines d'action de deux importantes bandes plurispécifiques et d'une vaste nappe de fourmis convergeaient sur prés de 200 m de longueur et une centaine de large. Durant les petites saisons des pluies et séche (c.-á-d. de septembre á février), les participants des rondes restent beaucoup moins concentrés ; on observe davantage de petites bandes composées d'un nombre d'espéces moins élevé (une dizaine en général). À cette saison, la cohésion des groupes est aussi plus faible ; lors des pauses, plus fréquentes, la majorité des oiseaux se dispersent.

D'une manière générale, les rondes ne repassent guére sur le même trajet. Quand elles le font, la répartition altitudinale des participants s'est modifiée. Nous avons á maintes reprises, lors de la grande saison séche, observé des bandes plurispécifiques recoupant l'itinéraire qu'elles venaient de suivre mais jamais nous ne les avons vues le réemprunter sur une trés longue distance. À chaque fois qu'ils pénétraient dans la zone précédemment traversée, les oiseaux se redistribuaient en changeant radicalement leurs hauteurs de chasse, tout en réexploitant cependant le même volume végétal. La prospection, par l'ensemble de la ronde concernait les mêmes niveaux architecturaux forestiers mais la localisation verticale de chacune des diverses espéces était bien différente, au second passage, de ce qu'elle était au premier.

Pour comprendre l'organisation et la significa-

Source : MNHN, Paris

tion de ces bandes, diverses classifications des participants ont été proposées. La plus suivie est celle de Moynihan (1962) qui fait elle-même le point des catégories définies antérieurement, surtout par Winterbottom (1943, 1949) et Davies (1946). Pour distinguer ses diverses catégories, Moynihan n'utilise que des traits éthologiques, malheureusement imprécis en raison de la classification par trop dichotomique. Tout d'abord, pour un type d'association polyspécifique donné, il oppose les membres réguliers aux occasionnels. Les premiers, d'habitude ou toujours, s'approchent ou sont approchés par une ou davantage des espèces qui entrent communément dans la composition de ce type d'association plurispécifique et ceci quand une occasion propice se présente. Les membres occasionnels sont évidemment ceux qui, fréquemment ou peut-être habituellement, montrent le comportement inverse. La régularité apparaît ainsi fonction du degré d'appétence sociale des espèces concernées et de la probabilité qu'elles ont de se trouver en présence. Elle correspond, dans sa conception, à celle que nous avons utilisée plus haut mais on ne peut, effectivement, que s'interroger avec Willis (1972a), sur la signification et l'utilité d'une telle dichotomie alors que, comme nos données l'ont montré, il s'agit d'un continuum.

Dans un type donné d'association polyspécifique, Moynihan distingue deux catégories d'oiseaux. Les espèces du noyau de la ronde (« nuclear species »), par opposition aux simples accompagnateurs («attendant species »), contribuent de manière appréciable, par leur comportement, à stimuler la formation ou à maintenir la cohésion des bandes. Ce sont les catalyseurs de Brosset (1969). Moynihan procède alors à une seconde dichotomie et oppose aux espèces « passives » les catalyseurs « actifs » qui, ordinairement se joignent à des individus d'autres espèces et/ou les suivent, bien plus souvent que des représentants d'autres espèces se joignent à eux et/ou les suivent. Autrement dit, les espèces actives sont des suiveurs, les passives des meneurs. Cette nomenclature, utilisée également par Willis (1972a), n'est pas très appropriée car, la plupart du temps, au sein des rondes, les meneurs sont ceux qui déploient la plus grande activité dans la recherche de nourriture.

Il suffit de lire les auteurs pour se conforter dans l'idée qu'il est en réalité toujours très difficile, notamment quand aucune quantification n'a été opérée, de placer une espèce donnée dans une catégorie déterminée. La caractérisation d'un catalyseur apparaît fort subjective car les critères intervenant dans la définition ne sont pas précisés. Pour Brosset (1969), catalyseurs et meneurs sont synonymes et désignent les oiseaux sur lesquels les suiveurs réglent leurs déplacements ; pour lui, seuls ces derniers présenteraient la tendance sociale responsable de la constitution des bandes, les autres auraient un rôle passif.

Personnellement, nous serions de l'avis de Willis (1972a) qui suggère d'abandonner pour l'instant ce type de classification qui fractionne, arbitrairement, des phénomènes interconnectés, tant que davantage de données n'auront pas été recueillies sur les phénomènes eux-mêmes. En fait, cette catégorisation a été établie pour répondre à une problématique éthologique et nous sommes de ceux qui pensent que la question ne pourra être efficacement abordée qu'en prenant également en compte tous ses aspects écologiques.

Plus intéressant, en revanche, est le classement utilisé par Munn et Terborgh (1979) qui décrivent des rondes en forêt péruvienne remarquables par leur organisation et pérennité. Ces rondes présentent apparemment les mêmes caractéristiques que celles décrites par Powell (1980) et qui pourraient bien être le modèle autour duquel sont organisées beaucoup de bandes plurispécifiques gabonaises.

La première catégorie regroupe les « core species » : espèces de base, présentes en permanence dans toutes les rondes, qui ont un territoire commun d'environ 8 ha. Nous remarquerons d'emblée la bonne concordance existant entre cette surface commune et celle que suggère notre courbe de la fig. 91. En revanche, Powell (1980) trouve apparemment, au Costa Rica, une valeur moitié moindre ; ayant, contrairement à Munn et Terborgh, recueilli des données au long du cycle annuel, cet auteur est en outre en mesure de préciser que ces espèces chassent pendant toute l'année en association. Au Gabon, nous pouvons placer dans cette catégorie tous les gobe-mouches inscrits dans les permanents (peut-être même aussi certains réguliers) et la majorité des espèces dont nous avons donné la liste plus haut. Ces espèces constituent, aux zones de chevauchement de leurs domaines vitaux, un ou des noyaux permanents autour desquels s'en agrégent d'autres, en fonction de l'étendue de leurs territoires respectifs. Le nombre de ces noyaux varie selon la saison : ils sont plus nombreux durant les petites périodes des pluies et sèche, contrairement à la grande saison sèche quand la cohésion s'intensifie, d'où ces grosses rondes. Nous préciserons quand même que, d'après les descriptions de Munn et Terborgh et de Powell, que confirme notre expérience des saisons sèches et des pluies en Guyane, l'organisation sociale des rondes est moins élaborée au Gabon que dans certaines forêts néotropicales où les associations plurispécifiques apparaissent véritablement comme des unités fonctionnelles bien définies dans le temps et dans l'espace. Une cartographie de la distribution des rondes du sous-bois (et sans doute aussi de la voûte), en

Source : MNHN, Paris

milieu néotropical, montre que les espèces de base possèdent des territoires communautaires qui s'agencent exactement comme des territoires de couples ou de groupes monospécifiques, ce que nous n'avons pas jusqu'ici constaté au Gabon.

La seconde catégorie reconnue par Munn et Terborgh s'avère pour le moins ambiguë. Il s'agit des « core species with lower population densities than Type 1 species » dont certaines vont d'une ronde à l'autre. D'après le contexte, ceci correspondrait d'une part aux oiseaux dont les domaines vitaux sont plus grands que la surface prospectée par les espèces de base d'une ronde donnée et, d'autre part, à ceux qui auraient le même rayon d'action que ceux de la catégorie précédente, mais sous une abondance moindre. Apparemment, la définition des « core species » que les auteurs utilisent s'avère quelque peu équivoque : « core species as we define them here occur in many to all understory flocks and equally share the jointly-held flock territory. They spend virtually all of their time in the flocks ». Si elle convient pour les espèces de la première catégorie, il n'en est pas de même pour la seconde. En effet, cette définition inclut trois caractéristiques : la constance dans les rondes (taux de présence de l'espèce quasi maximum dans les diverses rondes observées), la superposition quasi complète des territoires de l'espèce concernée avec ceux des autres « cores species » et la permanence dans les rondes (taux de fréquentation des rondes quasi maximum, déterminé par rapport au nombre d'observations de l'espèce). Or, il est bien évident que le second caractère ne peut-être pris en compte que si les « cores species » ont déjà été identifiées, c'est-à-dire qu'il ne peut entrer dans leur définition. Par ailleurs, comme nous l'avons souligné plus haut, constance et permanence dans les rondes sont deux notions certes non indépendantes, mais qui ne varient pas dans le même sens. On comprend que lorsqu'elles sont toutes deux maximales, nous ayons affaire à l'une des espèces du noyau de la ronde. Pour que cette condition soit réalisée, la densité n'intervient pas. En revanche, comme nous l'avons indiqué plus haut, la surface du domaine vital est importante. Pour une permanence donnée, la constance peut chuter plus ou moins selon le rapport de surface entre le domaine de la ronde et celui de l'unité sociale de l'espèce. Ainsi, des espèces à grands territoires, qui passent d'une ronde à l'autre, ne peuvent certainement pas être considérées comme des « cores species » à moins que de ne retenir comme unique critère — ce que paraissent d'ailleurs avoir en réalité fait Munn et Terborgh — la permanence maximale. Dans ces conditions, la distinction de cette seconde catégorie ne s'impose pas, du moins pour les groupements polyspécifiques gabonais.

La troisième catégorie concerne les espèces dont le territoire est plus petit que celui de la ronde : elles s'intègrent à celle-ci tant qu'elle demeure dans es limites de leur territoire. Dans l'exemple gabonais, ce sont les espèces situées dans la partie montante de la courbe de la fig. 91.

La quatrième catégorie regroupe les espèces qui, ordinairement, suivent les rondes de la voûte mais qui, occasionnellement à fréquemment, s'incorporent aux rondes du sous-bois. Si une telle distinction peut paraître justifiée dans les conditions néotropicales, nous n'en voyons absolument pas la nécessité ni même l'utilité, dans le cas du Gabon, où n'apparaît pas de localisation franche et immuable des rondes dans les divers niveaux architecturaux forestiers.

La cinquième catégorie enveloppe les espèces inféodées à un microhabitat réparti par taches dans la forêt et qui ne s'associent donc aux rondes que lorsque celles-ci passent dans ce milieu. Au vu des exemples cités, *Trochocercus nitens* en serait un représentant au Gabon. Au fond, cette catégorie n'est qu'un cas particulier de la troisième.

La sixième et dernière catégorie ne porte que sur les espèces dont l'association aux groupes pluri-spécifiques n'est qu'occasionnelle, d'habitude elles chassent séparément. Sa définition est purement qualitative, de sorte qu'il est impossible de dire si elle ne concerne que les espèces dont nous avons qualifiée d'accidentelle la participation aux rondes ou si nous pouvons leur ajoindre les épisodiques.

Les rondes apparaissent donc comme un phénomène particulièrement complexe, pouvant même, dans le cas de ces associations permanentes néotropicales, suggérer un long processus coévolutif. Il est certain que pour l'analyser plus finement, il importe de l'approcher par une étude des diverses espèces, prises individuellement, en déterminant les taux de participation de chacune et leurs fluctuations saisonnières, les caractéristisques de leur distribution spatiale, notamment la surface de leurs domaines vitaux et les rapports de superposition qu'ils présentent avec ceux des autres constituants des rondes. L'étude des relations spatiales entre les individus des diverses espèces dans la ronde, de leurs comportements de chasse, de leur localisation précise dans l'architecture végétale et de leur régime alimentaire, devrait permettre de mieux définir les types d'avantages que leur procure cette association polyspécifique.

Certains auteurs ne voient que des avantages alimentaires (par ex. Brosset 1969, Cody 1971, Fogden 1972, Graig-Smith 1978b, Morse 1970, Murton 1971, Swynnerton 1915, Vuilleumier 1967, 1970, Winterbottom 1949). D'autres ne retiennent que le rôle protecteur contre les prédateurs (Bates 1864, Bertram 1978, Bushkirk 1976, Gaddis 1980,

Source : MNHN, Paris

Goss-Custard 1970, Jones 1977, Lack 1968, Powell 1974, Pulliam 1973, Willis 1972a). Toutefois beaucoup admettent que les deux jouent en même temps (Belt 1874, Caraco 1979, Erard 1960, Erard et Hagnier 1960, Graig-Smith 1978a, Herrera 1979, Hindwood 1937, Lazarus 1972, Morse 1977, 1978, Moynihan 1962, Munn et Terborgh 1979, Neunteufel 1953, Powell 1980, Rand 1954, Rubenstein *et al.* 1977, Short 1961, Ulfstrand 1975, Vernon 1980).

Les bénéfices alimentaires peuvent être de nature variée (voir par ex. les récentes compilations ou synthèses de Willis 1972a, Croxall 1976, Morse 1977, Caraco 1979 et Powell 1980). Les animaux qui se regroupent délogent mutuellement des proies qu'ils peuvent les uns et les autres plus aisément capturer (Bartholomew 1942, Brosset 1969, Heatwole 1965, Hinwood 1937, Neave 1910, Rand 1954, Smith 1971, Swynnerton 1915, Winterbottom 1943, 1949) ou, comme les granivores cités par Balph et Balph (1979) et Turcek (1956), certains se voient rendre accessible, par d'autres, une source de nourriture que, sans eux, ils n'auraient pas pu exploiter. Nous rejoignons Brosset en considérant qu'il s'agit là de l'un des avantages majeurs dont bénéficient les oiseaux des rondes, du moins dans les conditions gabonaises. Nous pouvons rappeler ici les données que nous avons développées plus haut sur le mode de chasse des *Terpsiphone viridis* et *batesi* : manifestement leur comportement s'oriente, lorsqu'ils sont intégrés aux rondes, vers la capture, sur l'aile, des insectes débusqués par les autres espèces. Nous pourrions aussi évoquer les drongos *Dicrurus adsimilis* dans le secondaire, *D. atripennis* et *D. ludwigii* en grande forêt, qui, surtout ces deux dernières espèces, sont des membres réguliers voire permanents des bandes polyspécifiques. Les Calaos insectivores (*Tockus camurus, T. hartlaubi* et *Tropicranus albocristatus*) entrent également dans cette catégorie d'oiseaux pour lesquels le bénéfice alimentaire est particulièrement évident. Il est piquant de constater que ces diverses espèces que nous venons de citer sont des chasseurs de type gobe-mouche vrai (qui pratiquent le « flycatching » diraient les anglo-saxons) or, comme nous l'avons mentionné plus haut, ce sont justement ces sortes d'oiseaux que des auteurs comme Willis (1972a) et surtout Bushkirk (1976), considèrent comme des chasseurs essentiellement solitaires. Certes, nous l'avons vu, cela semble vrai chez les Muscicapinés. Il apparaît donc hautement probable que ces oiseaux que nous avons cités, consommateurs de proies volumineuses, généralement très chitineuses et souvent bien armées, bénéficient dans les rondes du dérangement direct d'insectes comme les Coléoptères, Cigales et surtout Orthoptères, qu'une chasse à l'affût, isolément, ne leur permettrait pas d'obtenir. C'est très vraisemblablement aussi ce genre de bénéfice que retirent les pics myrmécophages, notamment les *Campethera*. Ils se situent en général dans l'arrière-garde de la ronde et capturent ainsi les fourmis qui courent contre les troncs et les tiges des branches, mises en mouvement par le passage des autres oiseaux (fourmis sortant des trous dans le bois ou les écorces, ou des nids sous les feuilles). Tel doit être également ainsi considéré le cas de *Stizorhina fraseri*. Nous pourrions aussi évoquer la complémentarité de la localisation et des comportements de chasse entre *Erythrocercus mccalli* et le souïmanga *Anthreptes fraseri*. Le premier explore davantage les limbes des feuilles où il déloge les insectes par ses pirouettes et virevoltes pour les saisir en vol. Ce faisant, il provoque la fuite, à la surface des végétaux, de petites animalcules mis ainsi à la disposition du second lequel, de son côté, circulant entre les pétioles et capturant de minuscules arthropodes posés, met sur l'aile des insectes au bénéfice du premier. Ce type particulier d'avantage que l'observateur constate sans peine, ne concerne en fait qu'un petit nombre d'espèces dans les rondes. C'est vraisemblablement pour cela que beaucoup d'auteurs se refusent à voir des avantages alimentaires importants dans le regroupement polyspécifique. Or, comme l'a fort judicieusement souligné Brosset (1974), ces associations d'insectivores en recherche de proies sont une « réponse adaptive au camouflage et au mimétisme prodigieux des insectes qui peuplent la forêt équatoriale ». Ce mimétisme est en effet fort remarquable et touche pratiquement tous les ordres d'insectes. Nous avons ainsi observé un Hétérocère ressemblant parfaitement à une feuille morte (limbe, nervures, morceau de pétiole, taches de rouille... excellemment reproduits) se laissant choir à nos pieds, dans une lente chute oscillante à l'arrivée d'une ronde et restant accroché aux herbes, bien en évidence, tel qu'il était tombé, durant le passage de la troupe. Il est certain que les prospections aussi intenses de secteurs de forêt, par des oiseaux aux modes de chasse si variés, se localisant de manière très complémentaire dans l'architecture végétale et entrecroisant fréquemment leurs trajets individuels, occasionnent un dérangement maximal dans la zone ainsi traversée. De nombreux insectes se trouvent délogés par toute cette agitation et doivent, rapidement, chercher un nouveau substrat sur lequel leur camouflage soit efficace. Il ne nous paraît donc pas douteux que la progression, généralement lente, d'une bande plurispécifique qui, à un instant donné, couvre une surface de 0,1 à 0,25 ha, perturbe sérieusement le milieu et diminue fort la probabilité des divers insectes de se trouver dans les conditions mimétiques optimales. Ainsi, on admet volontiers que les individus des diverses espèces puissent retirer un bénéfice certain de cette situation : en minimisant

Source : MNHN, Paris

les risques de ne pas découvrir de proie dans le secteur prospecté et en utilisant les modes de recherche de nourriture les plus économiques au plan métabolique. D'autre part, en raison de la grande diversité des modalités d'exploration du milieu, l'équilibre mimétique des insectes y sera d'autant plus perturbé, et les avantages réciproques, que la ronde regroupera d'espèces différentes plutôt que des individus conspécifiques. On comprend aussi que, durant la grande saison sèche, époque de restriction alimentaire, les rondes rassemblent le plus grand nombre d'espèces.

Comme autres avantages d'ordre alimentaire dont sont susceptibles de bénéficier les membres de ces associations polyspécifiques, nous mentionnerons le fait que, de cette façon, les représentants des diverses espèces sont en mesure d'éviter de prospecter un secteur déjà fouillé par d'autres oiseaux au régime alimentaire voisin ou au même comportement de chasse, comme l'ont déjà évoqué Cody (1971), Miller (1922) et Short (1961). Nous retiendrons aussi la réduction de la compétition interspécifique (Austin et Smith 1972, Brosset 1969, Jones 1977, Morse 1967, 1970, Moynihan 1962, Vuilleumier 1967 et Willis 1966) : les diverses espèces de la ronde se trouvent dans les conditions les plus favorables à la réalisation différentielle de leurs niches écologiques, au sens hutchinsonien du terme. Nous renvoyons ici à ce que nous avons dit plus haut des relations entre les *Diaphorophyia*.

Certains auteurs (Horn 1968, Krebs *et al.* 1972, Krebs 1973, 1974, Murton 1971, Nichols 1912, Ward et Zahavi 1973) ont, par des observations *in Natura* ou à la suite d'expérience en captivité, émis l'hypothèse que les participants pourraient se guider mutuellement aux bonnes sources de nourriture et développer un apprentissage social des conditions alimentaires du milieu. Il est regrettable que nous ne disposions pas de données précises reliant l'abondance aux modes de répartition des insectes dans la forêt équatoriale, tant au niveau des espèces qu'à celui des tailles des individus, et ceci lors des diverses phases du cycle annuel. Il serait utile de voir si les insectes ne pourraient pas être répartis en agrégats régulièrement distribués. De sorte qu'en suivant les vues de Brown et Orians (1970), au niveau de la population d'une espèce, la nourriture serait uniformément dispersée, d'où la territorialité. En revanche, à l'échelle des unités sociales de chaque espèce, les ressources alimentaires auraient une distribution contagieuse, d'où la constitution de bandes plurispécifiques. Ce type de répartition des insectes peut se concevoir en raison de la grande richesse de la forêt en espèces végétales, à la phénologie très variée et complexe, assurant une mosaïque de microhabitats vis-à-vis desquels les insectes montrent une dépendance étroite voire même exclusive. On comprend en effet qu'au niveau de la surface d'un domaine vital avien, l'hétérogénéité de la végétation entraîne une distribution par taches des insectes inféodés à telle ou telle essence, mode de dispersion encore plus accusé si l'on prend en compte le stade phénologique des divers végétaux qui, bien souvent, n'est pas identique d'un individu à l'autre. Dans ces conditions, l'attraction d'une espèce « malchanceuse » par une «chanceuse » avec imitation de sa recherche de nourriture (type de proie, du comportement de chasse ou, plutôt du microhabitat fréquenté), comme le suggèrent les travaux de Krebs et de ses collaborateurs, peut effectivement exister et améliorer l'efficacité de la chasse. De fait, nous avons souvent observé des resserrements des participants d'une ronde autour d'un ou deux individus qui, par leur taux de captures réussies, leur comportement de dépeçage ou, simplement, par leur agitation à la vue de proies débusquées, donnaient manifestement l'impression de se trouver dans un secteur riche en nourriture.

Il importerait aussi d'avoir une image correcte du polymorphisme des proies. Comme le suggèrent les simulations et analyses de sensibilité effectuées à partir du modèle mathématique de Thompson *et al.* (1974), complété par Thompson et Vertinsky (1975), le groupement pour la recherche de nourriture réduirait les risques de mauvaises actions de chasse plutôt qu'il augmenterait le taux de capture des proies et, en acceptant l'efficacité du polymorphisme contre la prédation (Clarke 1969, Croze 1970, Manly *et al.* 1972), favoriserait le rendement de l'apprentissage dans un milieu où les proies sont polymorphes, apparemment sans effacer les avantages du polymorphisme pour les proies.

Après cette rapide revue des avantages alimentaires qui peuvent échoir aux membres des associations polyspécifiques, nous devons maintenant parler des éventuels bénéfices qui réduiraient la pression de prédation. En effet, s'appuyant sur de malheureusement trop courtes visites à Hawaï et au Puerto Rico, Willis (1972b et 1973b) suggère une diminution du comportement de constitution de rondes dans les zones pauvres en prédateurs.

L'argument le plus simple est l'accroissement de la probabilité de détection des prédateurs en fonction de l'augmentation de l'effectif des groupes (Bates 1864, Goss-Custard 1970, Lack 1954, 1968, Moynihan 1962, Murton 1968, Powell 1974, Pulliam 1973, Short 1961, Siegfried et Underhill 1975, Treisman 1975).

Certains auteurs (Goss-Custard 1970, Paloheimo 1971, Williams 1964) insistent sur les plus grandes possibilités qu'ont, alors, les individus de se masquer les uns les autres. Nous ne pensons pas que ce genre d'argument puisse s'appliquer aux conditions gabonaises et peut-être même forestières tout court :

Source : MNHN, Paris

il nécessite un regroupement serré des individus et concerne des animaux terrestres ou des bancs de poissons. Plus plausible serait la notion d'un prédateur mieux dérouté par un groupe que par des individus isolés (Allee 1938, Grinnel 1903, Lorenz 1963, Miller 1922) ou faisant davantage l'objet de harcèlements, d'attaques défensives ou autres comportements collectifs qui diluent ses effets (Bertram 1978, Brown 1963, Kruuk 1964, Moynihan 1962, Swynnerton 1915, Tinbergen 1951, Wiley 1971).

Intéressante aussi est la suggestion de Willis (1972a) que le regroupement accroîtrait l'irrégularité des ressources du milieu pour le prédateur, l'obligeant notamment à effectuer davantage de déplacements entre les diverses tentatives de captures, surtout si les facteurs énoncés plus haut sont également en jeu.

En revanche, d'autres auteurs (Croze 1970, Holling 1965, Royama 1970, Stresemann 1917) présentent des arguments en faveur d'une augmentation de l'intensité de la prédation suite au regroupement des individus.

En réalité, comme le montrent des considérations théoriques, s'appuyant ou non sur des modèles mathématiques (Caraco 1979a, Hamilton 1971, Lazarus 1972, Pulliam 1973, Vine 1971 et 1973) et des expériences ou observations (Berner et Grubb 1985, Caraco 1979b, Murton et Isaacson 1962, Powell 1974, Rubinstein *et al.* 1977), bénéfices alimentaires et avantages anti-prédateurs sont liés : une surveillance et des alarmes mutuelles permettent d'allouer plus de temps à la recherche de la nourriture ainsi que des réponses plus précoces aux attaques des prédateurs. Comme le souligne fort justement Lazarus (1972), le type de dispersion lors de la recherche de nourriture apparaît comme la résultante des pressions de sélection qui tendent à minimiser les risques de prédation et à maximiser l'efficacité du mode de chasse et ceci varie selon l'espèce, la situation, l'époque... Les rondes s'inscriraient donc dans le cadre d'une « stratégie adaptative » pour minimiser les risques d'extinction : selon les conditions de milieu, les individus chercheraient à réduire les risques de prédation ou, au contraire, ceux d'un mauvais rendement de leur quête alimentaire.

Il importerait de tester que, dans les conditions forestières équatoriales, les avantages anti-prédateurs sont effectivement supérieurs dans les rondes. Cette garantie n'a été mise jusqu'ici en évidence que pour des groupes monospécifiques ou des espèces congénériques et qui, de surcroît, se nourrissent au sol en milieu découvert. Il est en effet difficile de comparer une ronde d'insectivores en forêt gabonaise à une bande compacte d'Étourneaux, de Bruants ou de Pigeons ramiers.

Quelques mots sur les prédateurs ornithophages gabonais s'imposent maintenant. Nous ne parlerons pas ici de pilleurs de nids, seulement des chasseurs d'oiseaux diurnes. Il s'agit essentiellement des rapaces : en l'occurence un Autour *Accipiter malanoleucus*, trois Éperviers *A. toussenellii*, *A. castanilius* et *A. erythropus*, sans doute pouvons-nous aussi ajouter la Chevêchette *Glaucidium sjöstedti* que nous avons vue de jour capturer des oiseaux dans nos filets, bien que les quelques contenus stomacaux examinés aient surtout montré de gros insectes. Comme autres prédateurs diurnes, nous devons aussi mentionner les reptiles et plus particulièrement les colubridés arboricoles. Le peu que nous sachions de la biologie des rapaces nommés ci-dessus (Brosset 1973, obs. pers.) montre que l'Autour *A. melanoleucus* ne capture que de gros oiseaux. C'est à dire que, dans les rondes, seules les espèces de plus grande taille (en l'occurence les Calaos) seraient susceptibles de lui convenir. En revanche, les autres *Accipiter*, notamment *castanilius* et *erythropus*, plus nettement ornithophages que *toussenellii*, capturent ensemble des proies dans une gamme de tailles qui enveloppe celles des divers participants aux rondes.

Il est regrettable que nous ne possédions pas d'informations précises sur les rayons et les modalités d'action de ces rapaces mis à part qu'ils sont territoriaux, chassent à l'affût et ont apparemment d'assez grands domaines vitaux. On peut concevoir que les ressources du milieu soient régulièrement réparties au niveau de la population de chacun d'eux d'où, selon les vues de Brown et Orians (1970), une occupation horizontale de l'habitat de type territorial. En revanche, la constitution de bandes plurispécifiques contribue fortement à regrouper en taches les proies disponibles, à l'échelle des cantons de ces divers rapaces, d'où pour ces derniers, la nécessité de grands domaines vitaux, pour être en mesure de répondre efficacement à la variation permanente de la répartition spatio-temporelle de leur nourriture. Il est d'ailleurs symptomatique que nous n'ayons que très rarement, assité à des attaques de rapaces dans les rondes, contrairement à nos fréquentes observations dans les agrégats autour des nappes de fourmis dont la localisation spatio-temporelle est beaucoup plus prévisible et où les relations interspécifiques reposent beaucoup plus sur l'agression ou le commensalisme que sur la coopération.

Comme autres avantages de la constitution d'associations polyspécifiques, ont été évoqués la facilitation dans la recherche d'un partenaire lors de la formation des couples (Willis 1972a), des effets importants lors de l'apprentissage, par les jeunes, des prédateurs, de la répartition des ressources et de leur modalité d'exploitation... (Brosset 1969, Willis 1972a) tandis que Wynne-Edwards (1962) y voit un

Source : MNHN, Paris

facteur épidéictique de régulation des populations : les animaux estimeraient ainsi l'importance de la compétition intra et interspécifique et ajusteraient en conséquence leur taux de reproduction. Les deux premiers sont certainement à prendre en compte, le troisième est beaucoup plus douteux (cf. Lack (1966) ou Winttenberger (1981) pour un récapitulatif des discussions sur la sélection de groupe). De toute manière, il s'agit là de conséquences de la formation des rondes, non pas de causes ayant présidé à leur évolution.

En conclusion, sans méjuger de leur rôle antiprédateur, nous pensons que les associations polyspécifiques de chasse des insectivores, dans les conditions gabonaises, assument essentiellement une fonction alimentaire qui assure une exploitation rationnelle des ressources du milieu. Les données que nous avons présentées suggèrent fort que le phénomène ne pourra être correctement approché que lorsque l'on disposera de documents précis sur les caractéristiques de la distribution, de l'abondance et des taux de renouvellement au long du cycle annuel des insectes, selon leur nature taxinomique et leur taille, et ceci bien sûr accompagné d'une connaissance approfondie du régime alimentaire des diverses espèces d'oiseaux. En outre, la caractérisation des ressources du milieu devra se faire pour chaque consommateur, d'une part à l'échelle de la population de l'espèce pour comprendre la répartition de ses unités sociales et, d'autre part, à l'échelle de ces dernières pour pouvoir mesurer les éventuels avantages que procure la chasse en association polyspécifique plutôt que séparément. Ce n'est qu'en maîtrisant des conditions écologiques précises que l'on comprendra mieux certains aspects de la plasticité sociale comme le montrent notamment les travaux de Carpenter et MacMillen (1976) sur la territorialité de *Vestiaria coccinea* (Drepanididae) et de Stacey et Bock (1978) sur l'organisation sociale de *Melanerpes formicivorus* (Picidae).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION — CONCLUSION

À la fin de chacun des chapitres précédents, nous avons déjà discuté quelques uns des résultats présentés. Nous voudrions ici tenter de synthétiser les informations recueillies sur chacun des différents thèmes abordés, en cherchant quels éléments de réponse peuvent être proposés aux diverses questions énoncées dans l'introduction. Pour ce faire, nous confronterons nos résultats aux prévisions des théories, plus particulièrement celle de la niche écologique, avancées pour expliquer la grande diversité avifaunistique tropicale.

Caractérisation écomorphologique des espèces constituant le peuplement de gobemouches gabonais

Ainsi que nous l'avons déjà souligné, l'écomorphologie est souvent utilisée pour tester des hypothèses sur les relations écologiques existant entre les membres d'un même guilde ou de guildes différents (par ex. Schoener 1965, Root 1967, Hespenheide 1975, Ricklefs 1977), ou entre les composants d'un même peuplement (par ex. Karr et James 1975, Ricklefs et Travis 1980), ou entre divers peuplements (par ex. Cody et Mooney 1978, Blondel *et al.* 1984, Niemi 1985). Les variables morphologiques servent en effet de base comparative pour aborder des problèmes de variation écologique liée à des variables géographiques comme l'insularité, la température, la longueur du jour, l'humidité relative, la densité de la végétation, les migrations, les règles écomorphologiques (cf. Hamilton 1961, Grant 1965, 1966, 1979, Fleischer et Johnston 1984), ou pour confronter des guildes tempérées et tropicales (Greenberg 1981), ou des peuplements appartenant à de mêmes régions climatiques mais situés sur des continents différents, afin de préciser les convergences ou les divergences écologiques liées à des convergences ou des divergences morphologiques (par ex. Keast 1972, Cody 1973, Hendrickson 1981, Blondel *et al.* 1984), ou encore pour établir des modèles d'optimisation de la recherche alimentaire (« optimal foraging ») (Case 1979). De nombreux travaux s'appuient sur des analyses morphologiques pour caractériser la niche écologique et effectuer des comparaisons entre espèces, tentant avec plus ou moins de succès, d'associer des variations de taille observées sur des caractères anatomiques à des traits éthologiques et écologiques : modalités de la recherche alimentaire, caractéristiques des aliments consommés, types d'habitat et de déplacements saisonniers, nombre d'espèces dans les guildes, dimensions de la niche... (van Valen 1965, Willson 1969, Soulé et Stewart 1970, van Valen et Grant 1970, Grant 1971, Soulé 1971, 1972, Horton 1972, Pulliam 1973, Rothstein 1973, Willson *et al.* 1975).

Tous ces travaux font essentiellement intervenir des mensurations relatives à certains appendices utiles à la locomotion et à l'alimentation, à savoir les dimensions du tarse, des ailes et du bec.

1) Caractères écomorphologiques liés à la locomotion

Il est évident que l'analyse morphologique ne tenant compte que du poids corporel, de la forme et des dimensions des ailes, ne traduit que grossièrement les facultés voilières. Des corrélations ont cependant été mises en évidence entre les caractéristiques générales du vol et des traits morphologiques, comme la relation positive entre l'allongement de l'aile et la mobilité aérienne (migration ou chasse en vol), ou entre la forme de l'aile et les facultés manœuvrières (Savile 1957, Hartman 1961, King et King 1979, Andersson et Norberg 1981, Norberg 1979, 1981). Les aérodynamiciens nous

Source : MNHN, Paris

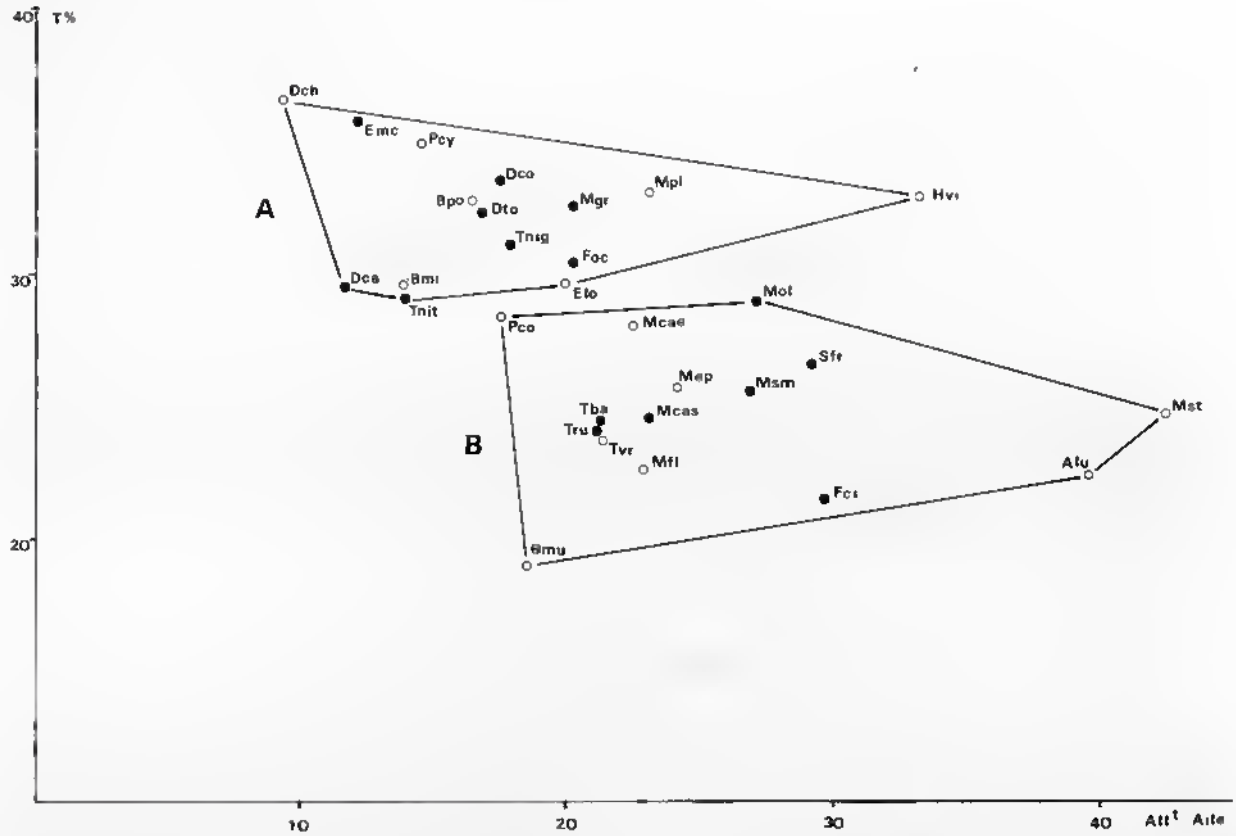


FIG. 92. — Relation entre la longueur relative du tarse (T%) et l'allongement de l'aile chez les gobe-mouches du Nord-Est du Gabon. A = prospecteurs des feuillages, B = chasseurs aériens. Cercles pleins : oiseaux de la forêt primaire, cercles evides : espèces des formations secondaires.

renseignent principalement sur le fonctionnement global de l'aile de l'oiseau lors du vol et sur les dépenses énergétiques aux diverses vitesses et selon les indices aérodynamiques les plus courants (charge alaire et aspect-ratio en particulier). Si l'on comprend assez bien les conditions dans lesquelles s'effectue le vol à voile, on est malheureusement encore loin de connaître avec précision le rôle de toutes les variables relatives aux formes et dimensions de l'aile, utiles lors du vol battu à vitesse variable qu'utilisent le plus couramment la plupart des oiseaux au cours de leurs activités (cf. Brown 1963, Pennycuick 1972, 1975, Alexander 1977, Nachtigall 1979, Rayner 1979, 1980, 1981, Withers 1981, Caple *et al.* 1983, Hecht *et al.* 1985, Norberg 1985). De sorte qu'actuellement, l'examen morphologique d'un oiseau ne donne que des renseignements grossiers sur ses potentialités voilières. Toutefois, au niveau d'analyse auquel les écologistes procèdent généralement, les informations que l'on peut déduire de la morphologie sont suffisantes pour définir des propriétés générales du vol que sont capables d'effectuer les espèces étudiées et à partir desquelles on peut tenter des comparaisons en termes écologiques généraux.

Dans l'ensemble, les espèces qui ont de longues ailes et des tarses courts sont plus arboricoles que celles qui ont des ailes courtes et des tarses allongés ; la longueur des tarses paraît liée à la rigidité du perchoir et à la fermeté du support ; les chasseurs à l'affût, qui nécessitent des démarrages brusques, ont les tarses plus courts que les espèces qui font du sur place pour « cueillir » des proies posées sur des tiges ou sous des feuilles (Dilger 1956, Grant 1966, Lederer 1984, Fitzpatrick, 1985).

La fig. 92 montre la relation qui existe, chez les gobe-mouches gabonais, entre la longueur relative du tarse et l'allongement de l'aile. Nous pouvons ainsi clairement séparer deux groupes d'espèces en fonction de leur comportement de recherche alimentaire : les prospecteurs des feuillages (A), oiseaux qui circulent en sautillant dans les branches, et les chasseurs aériens (B) qui, depuis un poste d'affût, vont capturer des proies mobiles qui volent, qui sautent ou qui courent sur un support. À partir des travaux cités en référence plus haut, on comprend que les oiseaux du premier groupe aient, pour des raisons de manœuvrabilité, des ailes plus arrondies et des tarses plus longs que ceux du second lot, caractérisés par des tarses plus courts

Source : MNHN, Paris

(propice à des envols brusques et fréquents) et des ailes plus pointues (favorisant des économies d'énergie). On remarquera que la séparation des deux groupes est plus prononcée et présente moins de variabilité si on ne considère que les espèces de la forêt primaire. La plus forte variabilité dans les formations secondaires où le degré d'ouverture du milieu est plus important, tient à la très grande mobilité d'espèces comme *Hyliota violacea, Muscicapa striata* (migrateur paléarctique) et *Artomyias fuliginosa* ou à des espèces à vol papillonnant comme *Bias musicus*. Remarquons aussi que, dans le groupe A, les oiseaux qui chassent le plus par des déplacements orientés en oblique vers le haut, souvent suivis d'un bref vol sur place pour capturer la proie posée (*Batis, Platysteira, Diaphorophyia*, qui correspondent aux « upward-strikers » de Fitzpatrick 1985) ont les ailes très arrondies et les tarses les plus allongés. De même, dans le groupe B, les *Terpsiphone, Bias* et *Megabyas*, qui capturent essentiellement leurs proies à l'issue d'un vol plongeant, ont des tarses et des rémiges primaires proportionnellement plus courts que ceux des autres chasseurs aériens.

2) Caractères écomorphologiques liés à l'alimentation

De nombreux écologistes tiennent pour acquis que les différences de taille et/ou de forme du bec qu'ils observent traduisent des différences significatives dans les régimes alimentaires des espèces qu'ils étudient (Huxley 1942, Lack 1944). Ils utilisent donc ces mensurations différentes pour quantifier la taille et le degré de recouvrement des niches écologiques de ces espèces (cf. entre autres Hutchinson 1959, Klopfer et MacArthur 1961, Klopfer 1962, Schoener 1965).

Il faut toutefois rappeler que le bec est une structure anatomique soumise à diverses contraintes. Les becs que l'on observe sur les espèces actuelles résultent d'une longue histoire évolutive et nous ne sommes pas encore en mesure de définir la part des caractéristiques de forme des becs actuels que l'on peut imputer à des contraintes phylogénétiques. En effet, contrairement à une opinion trop répandue chez les écologistes, la systématique des oiseaux est loin d'être satisfaisante. S'il existe un concensus sur les séparations spécifiques et les appartenances familiales et ordinales (déjà à ces niveaux, de sérieuses remises en cause s'amorcent), en revanche l'unanimité est loin d'être faite sur les relations phylétiques entre les diverses catégories taxinomiques. De plus, l'étude des fossiles — il en existe beaucoup plus que l'on ne croit — ne fait que commencer. Dans ces conditions, il est donc difficile de reconstituer des schémas évolutifs du bec. Dans certaines familles très importantes et relativement bien définies au plan systématique, on peut avancer quelques hypothèses de radiations adaptatives (cf. Fitzpatrik 1985 sur les Tyrannidés) mais cela reste toujours fort spéculatif.

La variabilité du bec est en rapport avec l'utilisation qui en est faite, notamment pour la recherche alimentaire (voir par ex. Engels 1940 sur les Mimidés), ainsi qu'avec la nature de la nourriture consommée (cf. Lederer 1984). Dans la définition des contraintes auxquelles est soumis le bec, il faut donc faire intervenir les modalités de saisie et de préparation (décorticage, dépeçage...) des proies, la taille et la résistance de ces dernières ainsi que leur mobilité. La force et la vitesse de fermeture du bec croissent avec la longueur de celui-ci (Beecher 1962, Bock 1964, Lederer 1975). La largeur du bec serait liée à la mobilité des proies (les becs larges permettant de saisir des proies rapides), donc à l'habileté nécessaire pour capturer les proies (Lederer 1984). On comprend ainsi qu'un bec allongé, mais pas particulièrement large, convienne aux insectivores qui capturent des proies posées, eux-mêmes étant perchés : le succès de leur chasse dépend essentiellement du comportement de la proie et, surtout, de la vitesse et de la force avec lesquelles elle est saisie. En revanche, un bec d'autant plus large et long que le risque d'une imprécision spatio-temporelle de la trajectoire du chasseur est grand, correspondra mieux aux besoins des oiseaux qui capturent sur l'aile leurs proies en vol ou qui, au terme d'un vol ascendant, « cueillent » une proie posée (cf. Fitzpatrik 1985).

L'épaisseur du bec pourrait être liée à la force de compression, il semble en aller ainsi chez les granivores (Willson 1972).

Si nous considérons les profils des becs de la fig. 20 et leurs mensurations (tableaux VII à XV), il apparaît que tous les chasseurs qui happent leurs proies à l'issue de vols en oblique vers le haut ou vers le bas, soit qu'ils effectuent de brusques déplacements depuis un poste d'affût, soit qu'ils rattrapent, dans une pirouette, des insectes, délogés dans les feuillages par eux ou par d'autres oiseaux, ont des becs relativement allongés et surtout élargis sur plus de la moitié de leur longueur ; l'épaisseur est plus réduite chez ceux qui poursuivent systématiquement des proies effarouchées. Ces oiseaux sont tous des Platysteirinés et des Monarchinés, donc apparentés : la forme du bec pourrait ainsi ne refléter que la phylogénie. Il est de ce fait intéressant de remarquer qu'*Erythrocercus* possède un bec qui évoque davantage celui des *Muscicapa*, chas-

Source : MNHN, Paris

seurs aériens, et que *Hyliota*, autre prospecteur des feuillages, mais qui capture surtout des proies posées, a un bec qui rappelle beaucoup celui des *Myioparus* et de *Fraseria ocreata* qui chassent comme lui. En revanche, les chasseurs aériens (les Muscicapinés, sauf les sus-nommés) ont des becs relativement larges et plats mais de longueur variable selon les espèces, la longueur du bec paraissant alors, comme le suggère aussi Fitzpatrik (1985) pour les Tyrannidés, en rapport avec la taille des proies consommées.

Cette remarque nous amène au fait que de nombreux auteurs ont ainsi systématiquement lié les différences de taille de bec (généralement exprimée par la longueur du culmen) à des différences de taille des proies capturées (Lack 1947, Brown et Wilson 1956, Klopfer et MacArthur 1961, Schoener 1965, 1968, Grant 1967, 1968, Hespenheide 1973, Abbott 1977, Herrera 1978, Smith et Zach 1979). La relation n'a toutefois pas toujours été bien démontrée. Par exemple, chez les granivores, Morris (1955) avait trouvé une relation entre la taille du bec et celle des graines consommées, toutefois Willson (1971) n'a rien décelé de semblable. Sur *Erithacus rubecula*, Herrera (1978) établit une corrélation entre la longueur du bec et les longueurs maximales et minimales des proies (mais pas avec la moyenne) ainsi qu'avec l'écart-type de la variation de leurs longueurs. Il insiste aussi sur le fait que les oiseaux à long bec tendent à consommer des proies distribuées sur un éventail de taille plus large que chez les individus à bec court. Il rejoint en cela Wilson (1975) qui conclut que les animaux les plus gros consomment des proies inaccessibles aux petits, l'inverse étant bien moins vrai. Hespenheide (1971, 1973, 1975) établit, sur les insectivores, une relation entre la taille des proies et celle des consommateurs, meilleure qu'avec celle de leur bec. En comparant des espèces qui consomment les mêmes taxons mais selon des modes de chasse différents, il constate divers accroissements, selon les modes de chasse, de la taille des proies en fonction de celle du consommateur. Pour des espèces chassant de la même manière mais capturant des taxons différents, l'augmentation de la taille des proies avec celle du corps de l'oiseau, varie selon le type des proies.

Nous possédons des données quantitatives sur la taille des proies consommées par 14 espèces de gobe-mouches, dont 10 habitent la grande forêt (voir le chapitre sur le régime alimentaire, figs. 75 à 81). La longueur moyenne de ces proies varie corrélativement avec la longueur moyenne du bec des consommateurs (coefficient de corrélation de rang de Kendall $\tau = 0{,}42$; $\alpha = 0{,}018$) mais aussi avec la taille corporelle de ceux-ci, matérialisée par la longueur de la rémige primaire la plus interne (RP_{10}) ($\tau = 0{,}37$; $\alpha = 0{,}033$). Il existe toutefois une corrélation positive entre la longueur du bec et la taille de l'oiseau ($\tau = 0{,}61$; $\alpha = 0{,}001$), il faut donc éliminer l'effet de taille corporelle pour établir une relation entre la longueur du bec et celle des proies consommées : le coefficient de corrélation partielle de rang de Kendall ($\tau_{xy.z}$, cf. Siegel 1956) ne prend alors qu'une valeur de 0,26. Si nous ne prenons en compte que les espèces qui vivent dans la grande forêt, nous observons, encore plus amplifiée, la corrélation entre la longueur moyenne des proies et la taille corporelle ($\tau = 0{,}51$; $\alpha = 0{,}023$) et aussi la longueur du bec du consommateur ($\tau = 0{,}56$; $\alpha = 0{,}014$), dans ce dernier cas, le coefficient de corrélation partielle de rang de Kendall tombe à 0,33 lorsqu'on élimine l'effet de taille.

Des résultats encore plus accusés apparaissent si, au lieu de la moyenne, nous considérons la variance de la longueur des proies ; nous obtenons ainsi pour les 10 espèces de forêt primaire : $\tau = 0{,}43$ ($\alpha = 0{,}05$) avec la taille corporelle, $\tau = 0{,}66$ ($\alpha = 0{,}004$), qui devient $\tau_{xy.z} = 0{,}56$, avec la longueur du bec ; pour les 14 espèces prises globalement nous arrivons à $\tau = 0{,}39$ ($\alpha = 0{,}027$) avec la taille corporelle, $\tau = 0{,}52$ ($\alpha = 0{,}047$), mais $\tau_{xy.z} = 0{,}38$, avec la longueur du bec. On serait donc tenté de conclure que la longueur du bec des oiseaux constituerait un indicateur de la variabilité de la taille plutôt que de la longueur moyenne des proies capturées. Toutefois, il faut se rappeler que variance et moyenne sont liées par la loi de Taylor et, de fait, nous observons une forte corrélation entre elles : r_s de Spearman = 0,87 ($p < 0{,}001$) pour l'ensemble des 14 espèces analysées ou $r_s = 0{,}85$ ($p < 0{,}001$) pour les 10 espèces de la forêt primaire. Signalons cependant qu'on ne peut déceler aucune corrélation significative entre la longueur moyenne des proies et leur coefficient de variation (rapport de l'écart-type à la moyenne) ; $r_s = -0{,}20$ ($p > 0{,}10$) ; l'importance de la variabilité de la taille des proies n'augmente ni ne diminue avec l'accroissement de leur longueur moyenne.

En raison de la forte variabilité de la taille des proies pour un type de bec donné, si nous considérons les barycentres des distributions de taille plutôt que la longueur moyenne des proies, nous obtenons pour l'ensemble des espèces une corrélation avec la longueur du bec : $\tau = 0{,}39$ ($\alpha = 0{,}026$) et $\tau_{xy.z} = 0{,}32$ en éliminant l'effet de taille du prédateur ; valeurs qui, pour les espèces de la forêt primaire, deviennent $\tau = 0{,}61$ ($\alpha = 0{,}008$) et $\tau_{xy.z} = 0{,}70$ ou, si nous ne prenons en compte que les 10 chasseurs aériens : $\tau_{xy.z} = 0{,}29$ mais $\tau_{xy.z} = 0{,}62$ pour les 6 espèces de la forêt primaire.

En conclusion, il n'est donc pas douteux que la longueur du bec des gobe-mouches gabonais, surtout si l'on ne condidère que les oiseaux de la grande forêt, renseigne sur la taille moyenne des

Source : MNHN, Paris

proies qu'ils capturent. Toutefois, étant donné que la distribution des tailles de ces proies est du type log-normal et que les distributions des tailles relatives à des moyennes différentes se recouvrent souvent beaucoup, on peut, avec Henry (1979b), exprimer de sérieux doutes sur l'hypothèse trop couramment admise, selon laquelle l'isolement écologique d'espèces coexistantes trouverait une expression adéquate dans de simples mesures de différences anatomiques. En particulier, on peut s'interroger sur la légitimité de l'hypothèse selon laquelle les différences de longueur de bec impliqueraient un isolement trophique des espèces concernées. En effet, il suffit, à titre d'exemple, de remarquer que la comparaison d'*Erythrocercus mccalli* (qui a un bec de 10,6 mm) avec *Diaphorophyia castanea* (14,8 mm), *Trochocercus nigromitratus* (14,8 mm), *Muscicapa cassini* (16,6 mm), *Terpsiphone viridis* (18,6 mm), *T. batesi* (19,3 mm) et *Bias musicus* (22,5 mm) conduit à de forts indices de recouvrement de niche (Pianka 1973) pour la dimension « longueur des proies » : respectivement 0,90 — 0,50 — 0,95 — 0,93 — 0,95 et 0,84. Il importerait en fait de confronter les longueurs de bec à un indice qui tienne compte non seulement de la taille mais aussi de la nature taxinomique et morphologique des proies. De plus, vraisemblablement faudrait-il, pour caractériser le bec, définir un indice qui intègrerait toutes les particularités de forme et de taille ; ceci nècessiterait une connaissance biomécanique des types de bec beaucoup plus large que l'actuelle. Doit-on pour autant rejeter les tentatives d'analyse écomorphologique de la structuration des peuplements ? Certainement pas, du moins celles qui prennent en compte une série de caractères morphologiques interprétables en termes d'anatomie fonctionnelle.

Néanmoins, il convient de rester prudent et surtout de ne pas inférer un quelconque degré de sègrégation écologique uniquement à partir de données morphologiques ne portant, par exemple, que sur un seul appendice. L'écomorphologie ne renseigne que sur des patterns écologiques, c'est-à-dire qu'elle documente en quoi les espèces étudiées diffèrent par certains attributs potentiellement importants au plan écologique.

3) Caractérisation écomorphologique globale

Pour définir comment, de manière globale, les diverses espèces de gobe-mouches pourraient être regroupées en fonction de leurs potentialités de déplacement et de prise de la nourriture, nous avons effectué une analyse en composantes principales. À partir des données des tableaux VII à IX et XII à XV, nous avons caractérisé morphologiquement chaque espèce par sa taille (RP_{10}), par l'allongement relatif de son aile, par les longueurs relatives de son tarse, de sa queue et de son bec, ainsi que par le profil tranversal de son bec (h/l). Les comportements n'ont donc pas été introduits dans la matrice des données analysées (30 espèces, 6 variables) mais ont été utilisés pour l'interprétation des groupements possibles des espèces dans les divers plans factoriels. Le plan CP1 × CP2 explique 62,9 % de la variance totale. La première composante principale (CP1) traduit les potentialités locomotrices des espèces, en reflètant, notamment, l'opposition qui existe entre l'allongement de l'aile et la longueur du tarse. Ainsi, les espèces à ailes arrondies et tarses relativement longs (par ex. *Diaphorophyia, Batis*) se trouvent placées dans les valeurs négatives extrêmes tandis que celles à ailes pointues et tarses courts (par ex. *Artomyias* et *Stizorhina*) se situent aux valeurs positives élevées. La seconde composante principale (CP2) classe les espèces en fonction des caractéristiques de leur bec. Les oiseaux à bec long et épais (par ex. *Fraseria ocreata, Megabyas, Bias*) figurent dans les valeurs positives tandis que, dans les négatives, se rencontrent les gobe-mouches à bec court et aplati (par ex. *Muscicapa sethsmithi, M. epulata, Elminia*). Par ailleurs, ces premières composantes principales traduisent toutes deux quelque influence de la taille, de sorte qu'un certain gradient d'augmentation de celle-ci s'observe, en oblique dans le plan CP1 × CP2, des valeurs négatives extrêmes aux positives les plus fortes.

Le plan CPI × CP2 permet de séparer les espèces en 6 groupes (fig. 93) : 1) les fouilleurs des feuillages qui capturent leurs proies à l'issue d'un vol en oblique vers le haut (« upward-strikers » de Fitzpatrik) ; 2) les prospecteurs de feuillages qui circulent dans les rameaux et piquent du bec des proies posées ; 3) les prospecteurs de feuillages qui effectuent souvent des pirouettes en poursuivant des proies délogées ; 4) les chasseurs aériens véritables qui capturent en vol des proies mobiles ; 5) les chasseurs aériens qui viennent souvent prendre des proies dans les feuillages ; 6) les oiseaux qui chassent beaucoup en vol plongeant. Nous pensons qu'*Elminia longicauda* appartient davantage au groupe (3) mais qu'il ocupe une position en bordure de l'ensemble (4) parce que beaucoup de ses actions de capture de proies sont de véritables attaques de chasseur aérien et, de fait, quand il se trouve dans un secteur riche en petits insectes volants, il chasse volontiers comme un gobe-mouche classique. De même, *Trochocercus nitens* prend souvent, dans les

Source : MNHN, Paris

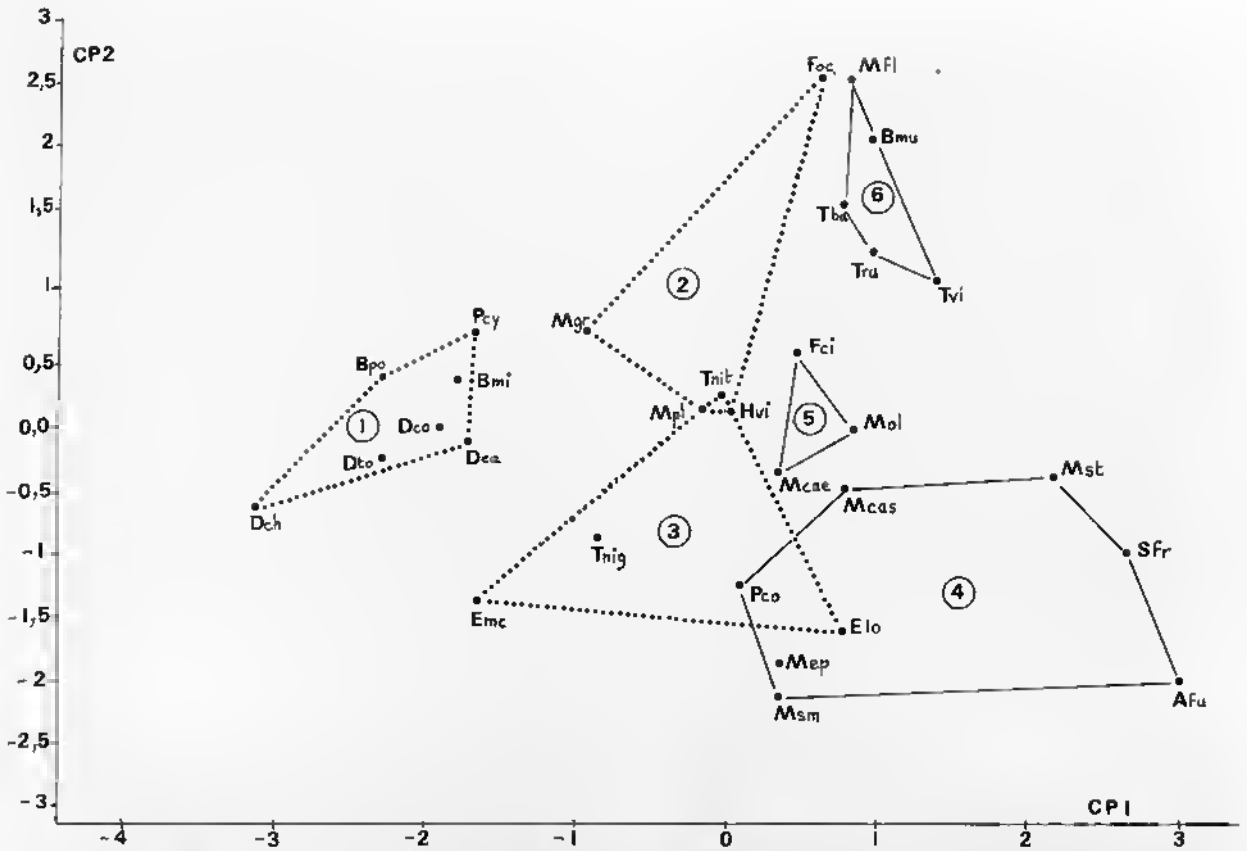


FIG. 93. — Analyse en composantes principales des caractéristiques morphologiques des gobe-mouches gabonais : projection des points-espèces sur le plan des deux premières composantes principales. Pour les abréviations des noms d'espèces, cf. fig 6 à 8. Pour la signification des 6 groupes délimités, cf. texte En pointillé : prospecteurs des feuillages ; en trait continu : chasseurs aériens.

rideaux de lianes, des proies à la manière des prospecteurs de feuillages du groupe (2), ce qui justifie la position intermédiaire qu'il occupe dans le plan CP1 × CP2. Il ne faut toutefois pas oublier que les données morphométriques que nous avons utilisées ne peuvent que traduire de manière grossière les potentialités locomotrices et prédatrices des oiseaux étudiés. Aussi est-il particulièrement intéressant de voir que des mesures élémentaires de spécimens renseignent de manière somme toute assez précise sur des traits écologiques et comportementaux.

Par ailleurs, on remarquera que, globalement, les prévisions que nous avions faites à la suite de l'analyse morphologique des diverses espèces de gobe-mouches (cf. p. 80) se trouvent assez bien confirmées. Nous insisterons ici sur le fait qu'en les rédigeant, nous avions pris soin de ne nous en tenir qu'à ce que nous suggérait l'analyse des données morphologiques, en faisant abstraction de notre connaissance de l'écologie et du comportement de ces espèces, ceci afin d'établir des prévisions aussi objectives que possible.

Nous pouvons aussi établir une relation entre

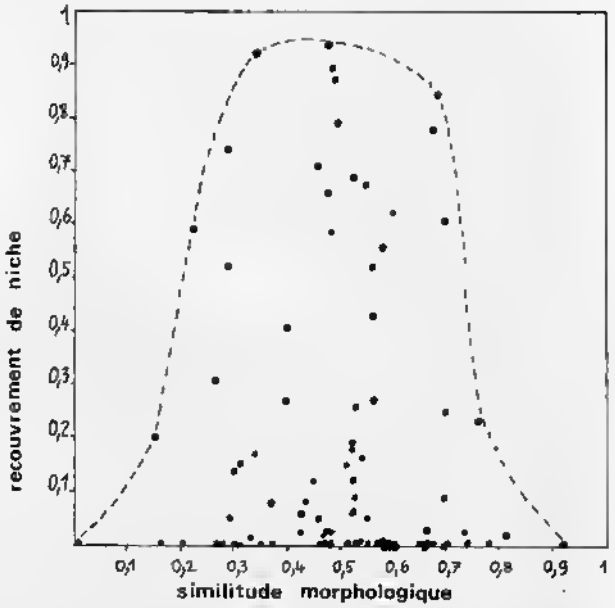


FIG. 94. — Relation entre l'indice de similitude morphologique et l'indice de recouvrement de niche intégrant la différence d'habitat, la localisation dans la végétation et la taille des proies consommées

Source : MNHN, Paris

l'indice de similitude morphologique que nous avons calculé (tableau XVI) et un indice de recouvrement de niche qui intégre (par multiplication, en suivant May 1975) la différence d'habitat, la localisation verticale et la dimension des proies. Il est intéressant de remarquer (fig. 94) qu'une ségrégation écologique ne s'applique qu'aux espéces morphologiquement trés semblables (indices > 0,70) ou trés différentes (indices < 0,20). Cette constatation est relativement logique en ce qui concerne les espéces trés différentes : on peut en effet penser que leurs morphologies ne leur permettent pas d'utiliser le milieu de la même façon. En revanche, pour les espéces trés similaires, la constatation d'une ségrégation écologique vient á l'appui de la théorie de la compétition interspécifique.

En conclusion, nos données témoignent á l'évidence de ce que l'analyse morphologique de spécimens peut rendre compte des modalités de chasse de l'espéce concernée. Toutefois, il est bien évident que les prévisions que l'on peut faire demeurent grossiéres et qu'en aucun cas, on ne peut, comme le soulignent également Hutto (1981) et Robinson et Holmes (1982), caractériser complétement les modalités d'exploitation de la nourriture et des diverses autres ressources du milieu, ainsi que les interrelations entre les espéces, par de simples analyses morphologiques. Compte tenu de la grande variabilité des comportements de recherche alimentaire pour des morphologies relativement voisines, on peut aussi penser, avec Robinson et Holmes (1982), que la morphologie ne prédétermine pas forcément le comportement et le régime alimentaire d'une maniére aussi stricte que le croient beaucoup d'écologistes.

Organisation du peuplement

Dans les divers chapitres de ce mémoire, nous nous sommes efforcé de mettre en évidence les différences écologiques qui nous semblaient susceptibles de minimiser d'éventuelles interactions entre les espéces. Nous avons ainsi montré que les divers gobe-mouches n'occupent pas tous les mêmes habitats et que ceux qui le font, différent par leur localisation dans l'architecture forestiére, par les niveaux fréquentés et les substrats utilisés. Autrement dit, pour la plupart des comparaisons entre espéces prises deux á deux, nous avons constaté un isolement spatial. Cette ségrégation d'espéces apparentées ou congénériques, par l'habitat, par exemple opposition entre les oiseaux de la forêt naturelle et ceux des formations secondaires, ou même dans ces derniéres, contraste entre les espéces anthropophiles, celles des cultures vivriéres, celles des premiers stades de la reconstitution forestière postculturale..., a été couramment observée dans diverses analyses des peuplements aviens ou de groupes d'espéces (Selander et Giller 1961, Hespenheide 1971b, Lack 1971, Morse 1973, Cody 1974, Ohlendorf 1974, Schoener 1974, Nilsson et Alerstam 1976, Croxall 1977, Alatalo 1980, Sorjonen 1980, Leisler 1981). Il a souvent été souligné que les espéces qui coexistent dans un habitat donné, n'occupent pas les mêmes niveaux ou parties de la végétation qu'elles exploitent : elles différent notamment par les hauteurs de chasse et les sites de recherche alimentaire (cf. outre les références cidessus, MacArthur 1958, Cody 1968, Orians 1969, Karr 1971, 1976, Karr et Roth 1971, Pearson 1971, 1975, 1977, Williamson 1971, Lovejoy 1974, Raikow 1974, Verbeek 1975, James 1976, Crome 1978, Cruz 1980, Morse 1980, Beehler 1981, Bell 1982, Frith 1984, Sherry 1984). L'analyse des modes de ségrégation spatiale implique l'idée de compétition entre les espéces pour une ressource limitante, ce qui fait que, pour achever l'isolement écologique, quand la séparation par le biotope n'est pas compléte, on fait souvent intervenir la nourriture : composition des régimes selon les catégories taxinomiques, les types morphologiques, les tailles des aliments recherchés (Hespenheide 1971a, Marti 1974, Allaire et Fisher 1975, Beaver et Baldwin 1975, Sherry 1984). Nous même avons conclu que les gobe-mouches qui ne se séparaient pas au plan écologique par une dimension d'habitat, différaient profondément dans leur alimentation.

Nous avons donc, comme d'autres auteurs, mis en évidence le fait que chaque espéce de gobemouches occupe le milieu et en utilise les ressources selon des modalités qui, lorqu'en prenant variable par variable, on les confronte avec celles des autres espéce, peuvent être singuliéres, ou au contraire plus ou moins partagées mais qui, globalement, permettent de caractériser le rôle que joue une espéce donnée dans le peuplement, en occupant une place qui la rend indépendante des autres espéces. Cette constatation qui correspond tout á fait á la notion de niche écologique multidimensionnelle d'Hutchinson, nous améne directement au rôle de la compétition dans la structuration des peuplements.

Source : MNHN, Paris

1) La compétition et ses implications

Ainsi que le remarquent Alatalo (1981) et surtout Schoener (1983) et Maurer (1984), diverses formes de compétiton doivent être considérées. Nous ne les détaillerons pas ici. Elles peuvent être regroupées en deux catégories : la compétition pour l'exploitation (une espèce donnée exploite une ressource et en laisse moins pour les autres espèces qui la convoitent également) et la compétiton par interférence (par précmption, territorialité ou simple agressivité, une espèce empêche, par ses activités, les autres d'utiliser une ressource donnéc). Maurer (1984) montre que ces deux types de compétition sont non seulement fonction de l'abondance et de la dispersion des ressources mais aussi du degré de prévisibilité de celles-ci. La première forme de compétition (une espèce consomme la proie ou occupe la zone de feuillages ou le site de nid que d'autres convoitaient) demeure impossible à démontrer autrement que par l'expérimentation. La seconde, bien que subtile à détecter, donne en revanche lieu à des observations. Nous avons, dans les pages qui précèdent, présenté à plusieurs reprises des exemples d'interactions entre des espèces de gobe-mouches différentes, lors de la recherche alimentaire ; nous avons ainsi constaté l'exclusion spatiale systématique de *Muscicapa cassini* par *Fraseria cinerascens* et, en outre, des manifestations de territorialité interspécifique ont été notées chez les *Diaphorophyia*, les *Terpsiphone* et les *Batis* (Erard à paraître).

Comme le souligne Wiens (1983), dans une brillante et justifiée analyse critique qu'il qualifie lui-même d'iconoclaste, la compétition n'est pas à remettre en cause mais son rôle déterminant, voire majeur, dans la structuration des peuplements apparaît fort discutable. En particulier, on peut contester avec Wiens (1977), Strong *et al.* (1979), Grant et Abbott (1980), Rotenberry (1980), que la compétition interspécifique soit le principal facteur contrôlant l'utilisation des ressources, comme le soutiennent de nombreux auteurs (cf. par ex. Elton 1946, Lack 1971, Cody et Diamond 1975). Cependant, dans une récente revue des expériences de terrain relatives à la compétition interspécifique, Schoener (1983) retient plus de 150 études dont 90 % montrent l'importance de la compétition interspécifique dans les systèmes écologiques. Remarquons néanmoins que de vives discussions persistent quant à la façon dont sont menés les tests qui visent à vérifier le bien-fondé de la théorie de la compétition (cf. Connell 1975, 1978, Wiens 1977, 1983, Huston 1979, Strong *et al.* 1979, Hendrickson 1981, Lawton et Strong 1981, Strong et Simberloff 1981).

À la base des discussions sur la compétition interspécifique figure le principe d'exclusion de Gause (1934, cf. Hardin 1960), qui fixerait le nombre maximum d'espèces qu'un milieu pourrait abriter, et la théorie de la niche (Hutchinson 1958) selon laquelle il existerait une limite à la ressemblance entre espèces qui cohabitent, hypothèse implicite et centrale dans la conception actuelle de la structuration des peuplements et du partage des ressources (Hutchinson 1959, MacArthur 1972, Pianka 1972, 1975, Cody 1974, Schoener 1974, Brown 1975, Diamond 1975, M'Closkey 1976). Les espèces seraient plus semblables en allopatrie qu'en sympatrie, d'où la théorie du déplacement de caractères qui voudrait que des différences morphologiques permettent aux espèces sympatriques d'utiliser l'environnement de manière différente, au point d'éviter l'exclusion compétitive (Brown et Wilson 1956). Nous ne nous étendrons pas sur ce sujet qui sort de notre cadre d'étude, encore que l'on pourrait s'interroger sur le fait que la sous-espèce *hormophora* de *Diaphorophyia castanea* du bloc guinéen où *D. tonsa* n'existe pas, ressemble bien plus à ce dernier (collier blanc, petite taille) qu'à la race nominale (sympatrique de *tonsa*) caractérisée par une taille supérieure et la disparition du collier. Nous signalerons simplement que l'unanimité est loin d'être faite sur la validité de cette hypothèse évolutive qui apparaît même de plus en plus contestée (cf. Grant 1972, 1975, Strong *et al.* 1979). Découlant de cette notion de limite de ressemblance entre espèces, celle d'un rapport constant de similitude entre espèces potentiellement compétitives est apparue d'abord comme une simple hypothèse de travail mais s'est très rapidement installée comme une règle générale, le rapport de 1,3 étant pratiquement tenu pour une constante biologique (Hutchinson 1959, Schoener 1965, Emlen 1966, Diamond 1973, Pulliam 1975, Wilson 1975, Maiorana 1978, Terborgh *et al.* 1978, Oksanen *et al.* 1979).

En réalité, les rapports de taille entre espèces congénériques ou potentiellement compétitives donnés comme constants, semblent très variables et aléatoires (Horn et May 1977, Strong *et al.* 1979, Roth 1981, Wiens et Rotenberry 1981). Les renseignements biométriques recueillis sur les gobe-mouches gabonais nous conduisent à la même conclusion. De plus, en comparant les espèces deux à deux, nous n'avons trouvé aucune relation entre l'importance des chevauchements de niches (sur la dimension des proies consommées, ou en intégrant celle-ci et les recouvrements d'habitat) et les rapports des

Source : MNHN, Paris

longueurs de bec ou de poids. Ceci montre à l'évidence qu'il ne faut absolument pas prétendre redéfinir un isolement écologique par un simple rapport de taille, comme le font d'autres auteurs (i e. Brown et Wilson 1956, Hutchinson 1959, Schoener 1965, 1967, 1970, 1974, Grant 1968, 1972...).

Des hypothèses sur les changements d'écologie et de comportement ont été construites sur le même schéma que celles relatives à la variation morphologique. Ainsi, des différences de microhabitat lors de la recherche alimentaire, et de composition du régime, ont été interprétées comme les indices d'une réduction de la compétition interspécifique (MacArthur 1958, Hamilton 1962, Crowell 1968, Johnston 1971, Hespenheide 1971, Cruz 1980...). Schoener (1965) pense que si la diversité des compétiteurs potentiels est faible, les espèces peuvent écologiquement se séparer par la taille des proies consommées mais si, en revanche, cette diversité est forte, elles éviteront mieux la compétition en s'isolant par l'habitat et le comportement. En dépit du fait qu'il soit difficile d'établir une limite précise entre faible et forte diversité, nous pensons être dans le second cas de l'hypothèse de Schoener. En effet, la variété des insectivores forestiers aériens et prospecteurs des feuillages est particulièrement forte dans le Nord-Est du Gabon (Erard 1986, Brosset et Erard 1986 et à paraître). Nos résultats sur les gobe-mouches s'accordent donc bien aux prévisions de Schoener.

D'une manière générale, la théorie prévoit que les espèces morphologiquement et/ou écologiquement semblables ne cohabiteront que si elles diffèrent suffisamment sur certaines dimensions de leur niche. Ainsi, deux espèces rigoureusement identiques ne devraient pas occuper le même habitat ou alors ne devraient pas du tout manger la même chose. Si deux espèces relativement semblables coexistent, elles devraient montrer d'importantes différences dans l'utilisation de l'espace et/ou dans les aliments recherchés. Nous préciserons déjà ici n'avoir trouvé aucune relation entre les indices de recouvrement des tailles des proies et ceux des hauteurs de chasse en comparant des espèces qui coexistent. La théorie prévoit dans ce cas un « niche-shift » se traduisant par une corrélation négative ou du moins une nette tendance pour qu'à de forts indices de recouvrement sur une dimension en correspondent d'autres, plus faibles, sur une autre dimension.

Avant de discuter nos résultats, il est utile de préciser quelques caractéristiques des ressources du milieu, en particulier les arthropodes. Ceux-ci ont des comportements variés (Jones 1977), ce qui peut favoriser un large éventail de spécialisations de la part de leurs prédateurs. Dans le sous-bois, on trouverait beaucoup d'espèces et peu d'individus (extrême diversité et faible densité) d'arthropodes cryptiques, dissimulés et immobiles (Elton 1973). On observerait aussi plus d'arthropodes sous es feuilles que sur celles-ci (Greenberg et Gradwohl 1980). L'accroissement des pluies provoquerait une plus intense production de feuilles, d'où une plus grande abondance d'insectes (Janzen et Schoener 1968, Fogden 1972, Janzen 1973, Willis 1976, Wolda 1977, 1978, 1979, 1980). En revanche, une saison sèche et ensoleillée entraînerait une réduction des populations d'insectes (Janzen et Schoener 1968, Janzen 1973). Dans l'ensemble les variations saisonnières seraient plus la règle que l'exception chez les animaux tropicaux, même dans les régions où les variations climatiques saisonnières sont minimales (Wolda 1983). Des variations saisonnières ont été ainsi observées dans de nombreux ordres d'insectes (Wolda et Fisk 1981, Wolda et Galindo 1981). Toutefois, en Nouvelle Guinée, dans des régions climatiquement peu variables au gré des saisons, Hebert (1980) n'a pas trouvé de changements saisonniers dans les peuplements d'insectes. Par ailleurs, il a été observé que les densités d'insectes dans, et au-dessus, de la voûte, seraient saisonnièrement plus variables que plus bas, les abondances étant plus stables dans le sous-bois forestier que dans les autres habitats (Fogden 1972, Smythe 1974 *in* Sherry 1984). Des variations interannuelles aussi marquées que dans les régions tempérées ont également été mises en évidence chez les insectes tropicaux (Wolda 1978).

Dans les forêts tropicales humides, il existe une stratification verticale des populations d'insectes (Cachan 1963, Bourlière 1983). Ainsi, il semblerait y avoir beaucoup plus d'insectes dans la voûte que plus bas (Sutton et Hudson 1980, Sutton *et al.* 1983). Cependant, l'image générale — du moins pour les insectes volants — serait une distribution sans zonation verticale bien nette, avec toutefois une concentration dans la partie supérieure de la voûte ; les insectes se disperseraient volontiers entre les couronnes des arbres tout en montrant, en même temps, des densités variables d'une couronne à l'autre (Sutton 1983). Cette variation dans le plan vertical des populations d'insectes paraît liée aux gradients microclimatiques forestiers (Cachan et Duval 1963) et, selon Sutton (1983), qui amplifie les idées de Richards (1983), peut-être faudrait-il rechercher une relation entre les modalités de la répartition des insectes et l'architecture forestière, notamment en fonction de la localisation de la zone d'inversion morphologique des arbres du présent (Oldeman 1974) qui définirait l'interface entre les zones euphotique de la voûte et oligophotique du sous-bois. Des variations saisonnières ont été observées dans la stratification des insectes forestiers (Cachan 1963).

Source : MNHN, Paris

Les changements, selon les saisons, de la hauteur de chasse que nous avons observés chez les gobe-mouches, pourraient ainsi correspondre à des modifications de la distribution verticale des insectes. Nos observations rejoignent celles de Frith (1984) qui, en forêt sempervirente australienne, remarque que les insectivores descendent en période des pluies et note que les fluctuations saisonnières de l'intensité lumineuse ne constituent pas d'importants facteurs explicatifs (*contra* Crome (1978) et Bell (1982) qui, eux aussi en Australie, mais dans les forêts semi-décidues, constatent que les insectivores montent durant les pluies mais descendent en saison sèche).

Il apparaît donc réaliste d'admettre qu'un isolement spatial bien marqué dans la structure verticale forestière, contribue fort à différencier, notamment par leur composition taxinomique, les régimes alimentaires des espèces sympatriques. Il est probable aussi, bien que cela reste à démontrer, qu'il en aille de même pour les localisations horizontales différentes dans l'architecture végétale. Néanmoins, il est certain que beaucoup de choses demeurent à étudier avant que l'on puisse réellement apprécier la disponibilité des ressources alimentaires et surtout leur accessibilité aux oiseaux qui ne peuvent les exploiter qu'en fonction de leurs potentialités anatomiques et physiologiques. Il conviendrait en particulier d'effectuer des échantillons d'arthropodes dans tous les microhabitats possibles en analysant les abondances spécifiques et la variabilité de taille des individus.

Compte tenu de ce que des relations avec d'autres espèces non aviennes peuvent influencer la structuration des peuplements (Pearson 1977, Smith et Balda 1977, Wright 1979), il importerait aussi d'examiner les interactions entre les oiseaux et les autres insectivores diurnes ainsi qu'entre les premiers et les chauves-souris ; ceci pour déterminer dans quelle mesure ils peuvent entrer en compétition, en utilisant les mêmes ressources ou, par interférence, en modifiant les patterns de distribution de ces ressources entre le jour et la nuit, entraînant une imprévisibilité dans la localisation de ces ressources d'un jour à l'autre. En revanche un facteur de prévisibilité intervient sous la forme des raids quotidiens des fourmis-légionnaires qui « ouvrent » des sources d'alimentation sur des surfaces d'une douzaine d'hectares (en gros 200 m de rayon autour de la fourmilière) dans le sous-bois. Cette prévisibilité n'est toutefois que temporaire, le temps durant lequel les fourmis restent dans le secteur, car elles émigrent sur de grandes distances, seulement suivies par le cortège des spécialistes qui centrent leurs activités sur elles. Ces remarques quant à une certaine incertitude de la localisation spatiale des insectes, contrastant avec une relative prévisibilité climatique, laissent à penser que les périodes de disponibilité des ressources seraient en gros prévisibles, sauf accident climatique — ce qui arrive : par exemple saison sèche pluvieuse ou l'inverse — mais leur quantité et leur répartition présenteraient une certaine instabilité spatio-temporelle. Ainsi, dans leur distribution, les gobe-mouches insectivores réaliseraient un compromis en se montrant territoriaux mais en occupant de vastes cantons.

Quelques remarques nous permettent de donner du poids à ces hypothèses. D'une part, la fréquence de participation aux rondes d'insectivores est la plus faible durant le début de la première saison des pluies, la petite saison sèche et surtout le début de la saison des pluies suivante, c'est-à-dire lors des périodes qui correspondent à la reproduction de la plupart des gobe-mouches (Erard à paraître), à une intense production végétale (Hladik 1978), ainsi qu'à des périodes d'abondance des insectes (Charles-Dominique 1971). Par ailleurs, en octobre 1973, lors d'essaimages de fourmis et de termites particulièrement importants, qui touchaient chacun plusieurs hectares de forêt et qui, pendant quelques jours furent synchronisés sur pratiquement toute la surface des quadrats de M'Passa, avec une véritable pluie d'ailes d'insectes scintillant dans la végétation, nous observâmes une absence quasi totale des rondes d'insectivores. Ces données nous semblent aller tout à fait dans le sens de l'hypothèse qui voit, dans les associations plurispécifiques d'insectivores, l'expression d'un comportement fondamental alimentaire plutôt qu'anti-prédateur. Il se pourrait donc que la nourriture, du moins pour les insectivores (en fait les frugivores souffrent des périodes de pénurie) ne soit pas surabondante mais, au moins à certaines saisons, puisse être limitante. En l'absence de quantification et de suivi des populations d'insectes, nous ne pouvons malheureusement pas quitter le domaine des spéculations et, en particulier, tenter de réfuter l'hypothèse d'une exploitation opportuniste de ressources éphémères dans un environnement hétérogène et imprévisible (cf. Wiens 1977, Wiens et Rotenberry 1979).

Dans le chapitre relatif à l'analyse morphologique des divers gobe-mouches, nous avons élaboré un dendrogramme de similitude (fig. 24). La théorie de la compétition prévoit de fortes divergences écologiques entre les espèces les plus ressemblantes. Nous prendrons donc ici en considération les espèces qui présentent entre elles un indice de similitude supérieur à 0,75. Nous remarquerons tout de suite que les paires d'espèces congénériques à un indice supérieur à 0,85 se séparent par l'habitat : *Terpsiphone batesi* et *rufiventer* ne vivent pas dans la même région, *T. viridis* n'habite que les jeunes formations secondaires, *Muscicapa sethsmithi* occupe la vieille forêt tandis que *M. epulata*

Source : MNHN, Paris

ne se rencontre que dans le secondaire. Pour les autres espèces, on observe un isolement essentiellement basé sur l'habitat (*Myioparus plumbeus* par rapport à *griseigularis* et à *M. olivascens*), sur la stratification verticale (les *Diaphorophyia tonsa, concreta* et *castanea ; Batis poensis* et *B. minima, Pedilorhynchus comitatus* et *Muscicapa caerulescens*), sur la localisation dans des microhabitats bien distincts (*Trochocercus nitens* et *T. nigromitratus ; Muscicapa olivascens* et *M. griseigularis*), ou sur une combinaison de ces facteurs (*Bias musicus* et *M. flammulatus*). Nous pourrions continuer ainsi avec les autres espèces en considérant les valeurs inférieures à 0,75 sur le dendogramme. Il est donc intéressant de constater que toutes les espèces les plus semblables au plan morphologique (indices supérieurs à 0,5 par exemple) sont écologiquement bien séparées.

À l'appui également de la théorie de la compétition, nous pouvons citer le fait qu'en dépit de plusieurs tentatives d'installation (couples observés), *Batis minima* n'a toujours pas réussi (en 1985 du moins) à s'implanter à M'Passa où il a constamment subi l'agressivité de *B. poensis*. De même, en 1985, *M. caerulescens* paraissait vouloir s'intaller (parades observées) autour des laboratoires et en lisière de forêt, dans la partie dégradée par l'effet des tornades et délaissée par *M. olivascens*. Il est en revanche étonnant que *P. comitatus*, qui fut pourtant, à plusieurs reprises, observé dans le défrichement ne se soit jamais implanté durablement. *Platysteira cyanea* a fait une apparition sans lendemain, en 1985, dans la végétation arborée de type verger autour des habitations, profitant du développement d'essences plantées dans des zones habitées par les *Diaphorophyia*. Manifestement, quand une espèce s'installe, elle ne le fait que quand les conditions d'habitat correspondent à ses exigences spécifiques et en l'absence de compétiteur. Il est cependant difficile, en l'absence d'expérimentation, de dire si elle ne peut s'intaller parce qu'un compétiteur l'évince ou si elle parvient à s'établir parce que les conditions de milieu ne sont plus celles dont a besoin l'espèce que l'écologiste qualifie de compétiteur potentiel. Dans le premier cas, le peuplement serait constitué d'espèces réalisant une niche hutchinsonnienne, donc structuré par la compétition interspécifique ; dans le second cas, le peuplement ne serait qu'un assemblage aléatoire d'espèces caractérisées par des niches grinnelliennes.

2) Éléments d'alternative à la compétition

Dans la remarque précédente, nous avons évoqué la part du hasard dans la structuration des peuplements (cf. aussi Simberloff 1971, Anderson 1974). Ainsi, des anomalies climatiques peuvent avoir une influence différentielle sur les populations des diverses espèces, soit directement, soit par l'intermédiaire de la végétation ou de la nourriture (cf. Landres et MacMahon 1983, Wiens 1983). Dans le cas de la forêt gabonaise, avec le recul d'une vingtaine d'années de recherches biologiques en région de Makokou (Brosset et Erard 1986 et à paraître), ce genre d'accident climatique ne prend pas la forme d'une perturbation susceptible de modifier radicalement la composition spécifique du peuplement, mais joue plutôt sur les abondances spécifiques, notamment en décalant les cycles annuels. L'évolution d'une partie des quadrats de M'Passa vers une « forêt lianescente » (*sensu* Caballé *viva voce*) sous l'action répétée des tornades, correspond davantage à un lent et progressif changement d'habitat qu'à une « catastrophe » : la physionomie devient, de plus en plus, celle des milieux secondaires âgés et par conséquent le peuplement avien évolue vers celui de ces formations. Ceci sans que l'on puisse, en l'absence d'expérimentation, dissocier la part due à la compétition interspécifique de celle qui incombe à la réponse des espèces à la variation des conditions du milieu, s'installant ou s'en allant en fonction de leurs traits morphologiques, sensoriels et comportementaux. L'habitat conditionnerait les caractéristiques des espèces quant à leur locomotion, recherche et exploitation des ressources (cf. Enders 1975, Bertin 1977, Moermond 1979). En particulier, comme le soulignent, entre autres, Orians (1969) et Robinson et Holmes (1982), les modalités d'exploitation des insectes ne seraient peut-être pas illimitées, ce qui expliquerait les contraintes imposées par la structure de la végétation et, notamment, par les modèles d'organisation des feuillages. Il serait donc instructif d'analyser les caractéristiques locomotrices et comportementales des diverses espèces en fonction de l'architecture végétale, en précisant dans le détail l'influence du nombre, de la taille, de la forme et de la disposition des feuilles.

D'autres facteurs agissant sur la structuration des peuplements ont été proposés, comme l'influence autécologique du climat et de l'environnement (Grinnell 1917, Bowman 1961), ou — ce qui ne paraît pas jouer chez les gobe-mouches gabonais — la sélection sexuelle sur la forme et la taille des espèces (cf. James 1970, Downhover 1976), et, bien sûr, le rôle des facteurs historiques qui ont eu lieu, se sont succédés ou ont été cumulés durant une longue période (cf. Martin et Wright 1967)..

Les rôles de la prédation (Paine 1966, Connell 1975, Henry 1979b), du parasitisme et des maladies

Source : MNHN, Paris

(Barbehenn 1969, Cornell 1974) seraient à analyser, toutefois force est de reconnaître que l'on ne sait quasiment rien à leur sujet en dehors des modèles mathématiques très théoriques. Nous aurons l'occasion de revenir (Erard, à paraître) sur les problèmes de prédations à propos de la démographie des espèces et plus particulièrement des forts taux de disparition des couvées et des nichées.

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Ma reconnaissance s'adresse tout d'abord aux organismes qui m'ont permis de réaliser ce travail : le C.N.R.S., le Muséum national d'Histoire naturelle et l'I.R.E.T. (CENAREST) á Makokou.

Je suis particuliérement redevable á Basile ALLANG, Alfred EKWAKA, Nestor MOALADEMBO, François MOUBOUMBA et Augustin MOUNGAZI qui m'ont contínuellement aidé sur le terrain.

J'ai aussi bénéficié de l'aide, á des titres divers, du Prof. François BOURLIÈRE, de Guy CABALLÉ, Pierre CHARLES-DOMINIQUE, Roger DARCHEN, Jean-Paul DECOUX, Gérard DUBOST, Louise EMMONS, François FEER, Annie et Jean-Pierre GAUTIER, Philippe GOWTHORPE, Edgard GROS, Georges HÉMERY, Jean-Baptiste HÉRISSÉ, Annette et Claude-Marcel HLADIK, Jean LEGRAND, Christophe LEHOUCQ, Jean-Marc LERNOULD, Ivan LIEBERBURG, Sylvie et Georges MICHALOUD, Marie-Claire et René QURIS, ainsi que de François VUILLEUMIER.

Je voudrais réserver une mention particuliére á MM. le Professeur Jean DORST et Robert-Daniel ETCHÉCOPAR qui m'ont constamment encouragé et conseillé, André BROSSET qui m'a toujours fait amicalement bénéficier de sa grande expérience de l'écologie forestiére, Alain DEVEZ qui en toute amitié a recueilli pour moi de nombreux renseignements sur la biologie des gobemouches et Claude CHAPPUIS qui m'a généreusement fait profiter de ses remarquables connaissances sur la bioacoustique des oiseaux.

Enfin, M[mes] Odile LACAN et Monique VAN BEVEREN m'ont aidé á mettre au propre les figures qui illustrent ce travail.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ABBOTT, I. (1977). — The role of competition in determining morphological differences between Victorian and Tasmanian passerine birds. *Aust. J. Zool.*, 25 : 429-447.

ALATALO, R. V. (1980). — Seasonal dynamics of ressource partitioning among foliage-gleaning passerines in northern Finland. *Oecologia (Berl.)*, 45 : 190-196.

ALATALO, R. V. (1981). — Interspecific competition in tits *Parus* spp. and the goldcrest *Regulus regulus* : foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos*, 37 : 335-344.

ALATALO, R. V. et ALATALO, R. H. (1979). — Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland. *Oikos*, 33 : 46-54.

ALEXANDER, R. MCN. (1977). — Flight. p. 249-278 *in* R. McN. Alexander et G. Goldspink (Edit.) « *Mechanics and energetics of animal locomotion* ». Londres : Chapman & Hall.

ALLAIRE, P. N. et FISHER, C. D. (1975). — Feeding ecology of three resident sympatric sparrows in eastern Texas. *Auk*, 92 : 260-269.

ALLEE, W. C. (1938). — *The social life of animals*. New York : Norton.

AMADON, D. (1943). — Bird weights as an aid in taxonomy. *Wilson Bull.*, 55 : 164-177.

ANDERSSON, S. (1974). — Patterns of faunal evolution. *Quart. Rev. Biol.*, 49 : 311-322.

ANDERSON, M. et NORBERG, R. A. (1981). — Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biol. J. Linn. Soc.*, 15 : 103-130.

ARMSTRONG, J. T. (1965). — Breeding home range in the Nighthawk and other birds ; its evolutionary and ecological significance. *Ecology*, 46 : 619-629.

AUSTIN, G. T. et SMITH, E. L. (1972). — Winter foraging ecology of mixed insectivorous bird flocks in oak woodland in southern Arizona. *Condor*, 74 : 17-24.

BAKER, M. C. et MEWALDT, L. R. (1979). — The use of space by White-crowned Sparrows : juvenile and adult ranging patterns and home range versus body size comparisons in an avian granivore community. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 6 : 45-52.

BALPH, D. F. et BALPH M. H. (1979). — Behavioral flexibility of Pine Siskins in mixed species foraging groups. *Condor*, 81 : 211-212.

BANNERMAN, D. A. (1936). — *The birds of West Tropical Africa*. Vol. 4. Londres : Crown Agents.

BARBAULT, R., GRENOT, C. et URIBE, Z. (1978). — Le partage des ressources alimentaires entre les espèces de lézards du désert de Mapimi (Mexique). *Terre et Vie*, 32 : 135-150.

BARBEHENN, K. R. (1969). — Host-parasite relationships and species diversity in mammals : a hypothesis. *Biotropica*, 1 : 29-35.

BARTHOLOMEW, G. A. (1942). — The fishing activity of Double-crested Cormorants on San Francisco Bay. *Condor*, 44 : 13-21.

BATES, G. L. (1905). — Field-notes on the birds of Efulen in the West-African colony of Kamerun. *Ibis*, 5 (8) : 89-98.

BATES, G. L. (1927). — Notes on some birds of Cameroon and the lake Chad region : their status and breeding times. *Ibis*, 3 (12) : 1-64

BATES, G. L. (1930). — *Handbook of the birds of West-Africa*. Londres : Bale & Danielson.

BATES, H. W. (1864). — *The Naturalist on the river Amazon*. Londres : J. Murray.

BEAVER, D. L., et BALDWIN, P. H. (1975). — Ecological overlap and the problem of competition and sympatry in the Western and Hammond's Flycatchers. *Condor*, 77 : 1-13.

BEECHER, W. J. (1962). — The biomechanics of the bird skull. *Bull. Chicago Acad. Sci.*, 11 : 10-33.

BEEHLER, B. (1981). — Ecological structuring of forest bird communities in New Guinea. *Monogr. Biol.*, 42 : 837-861.

BEGON, M. et MORTIMER, M. (1981). — *Population ecology. A unified study of animal and plants*. Oxford : Blackwell Scient. Publ.

BELL, H. L. (1982-84). — A bird community of lowland rainforest. 1. Composition and density of the avifauna. 2. Seasonality. 3. Vertical distribution of the avifauna. 4. Birds of secondary vegetation. 5. Mixed-species feeding flocks. 6. Foraging ecology and community structure of the avifauna. *Emu*, 82 : 24-41, 65-74, 143-162, 217-224 et 256-275 ; *ibid.*, 84 : 142-158.

BELT, T. (1874). — *The Naturalist in Nicaragua*. Londres : J. Murray.

BERLIOZ, J. et ROCHE, J. (1960). — Étude d'une collection d'oiseaux de Guinée. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 32 : 272-283.

BERNER, T. O. et GRUBB, Jr, T. C. (1985). — An experimental analysis of mixed-species flocking in birds of deciduous woodland. *Ecology*, 66 : 1229-1236.

BERTIN, R. I. (1977). — Breeding habitats of the Wood Thrush and Veery. *Condor*, 79 : 303-311.

BERTRAM, B. C. R. (1978). — Living in groups · predators and prey. P. 64-96, *in* J. R. Krebs et N. B. Davis (Edit.) « *Behavioural ecology. An evolutionary approach* ». Oxford : Blackwell Sc. Publ.

BLONDEL, J. (1976). — Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bull. Soc. zool. France*, 101 : 695-718.

BLONDEL, J. (1979). — *Biogéographie et écologie*. Paris : Masson.

BLONDEL, J. et BOURLIÈRE, F. (1979). — La niche écologique, mythe ou réalité ? *Terre et Vie, Rev. Écol.*, 33 : 345-374.

BLONDEL, J., FERRY, C. et FROCHOT, B. (1973). — Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41 : 63-84.

BLONDEL, J., VUILLEUMIER, F., MARCUS, L. F. et TÉROUANNE, E. (1984). — Is there ecomorphological convergence among mediterranean bird communities of Chile, California, and France ? *Evol. Biol.*, 18 : 141-213.

Source : MNHN, Paris

BOCK, W. J. (1964). — Kinetics of the avian skull. *J. Morphol.*, 144 : 1-42.

BOCK, W. J. (1977). — Toward an ecological morphology. *Vogelwarte*, 29 : 127-135.

BORRERO, J. I. (1972). — Historia natural del Titiribi *Pyrocephalus rubinus* (Aves, Tyrannidae) en Colombia, con notas sobre su distribución. *Mitt. Inst. Colombo-Aleman Invest. Cient.*, 6 : 113-133.

BOURLIÈRE, F. (1983). — Animal species diversity in tropical forests. P. 77-91 *in* F. B. Golley (Edit.) « *Tropical rain forest ecosystems. A. Structure and function* ». Amsterdam : Elsevier.

BOURLIÈRE, F. (1984). — Species richness in tropical forest vertebrates. *Biol. Intern.*, n° sp. 6 : 49-60.

BOWMAN, R. I. (1961). — Morphological differenciation and adaptation in the Galapagos finches. *Univ. Colif. Publ. Zool.*, 58 : 1-326.

BRECKENRIDGE, W. J. (1956). — Measurements of the habitat niche of the Least Flycatcher. *Wilson Bull*, 68 : 47-51.

BROSSET, A. (1966). — Recherche sur la composition qualitative et quantitative des populations de vertébrés dans la forêt primaire du Gabon. *Biol. Gabon.*, 3 : 163-177.

BROSSET, A. (1968). — Localisation écologique des oiseaux migrateurs dans la forêt équatoriale du Gabon. *Biol. Gabon.*, 4 : 211-226.

BROSSET, A. (1969). — La vie sociale des oiseaux dans une forêt équatoriale du Gabon. *Biol. Gabon.*, 5 : 29-69.

BROSSET, A. (1971a). — Recherches sur la biologie des Pycnonotidés du Gabon. *Biol. Gabon.*, 7 : 423-460.

BROSSET, A. (1971b). — Premières observations sur la reproduction de six oiseaux africains. *Alauda*, 39 : 112-126.

BROSSET, A. (1973). — Évolution des *Accipiter* forestiers de l'est du Gabon. *Alauda*, 41 : 185-201.

BROSSET, A. (1974). — Étude d'une niche écologique complexe en forêt équatoriale. P. 335-342 *in* P. Pesson (Edit.) « *Écologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune* ». Paris, Bruxelles, Montréal : Gauthier-Villars.

BROSSET, A. (1981). — Occupation du milieu et structure d'une population du bulbul forestier *Andropadus latirostris* (Pycnonotidae). *L'Oiseau et R.F.O.*, 51 : 115-126.

BROSSET, A et DRAGESCO, J. (1967). — Oiseaux collectés et observés dans le haut Ivindo. *Biol. Gabon.*, 3 : 59-88.

BROSSET, A. et ERARO, C. (1977). — Faunistic records new for Gabon. *Bull. Brit. Orn. Cl.*, 97 : 125-132.

BROSSET, A. et ERARD, C. (1986). — *Les oiseaux des régions forestières du Nord-Est du Gabon. Vol. 1. Écologie et comportement des espèces*. Paris : S.N.P.N.

BROWN, J. H. (1975). — Geographical ecology of desert rodents. P. 315-341 *in* M. L. Cody et J. M. Diamond (Edit.) « *Ecology and evolution of communities* ». Cambridge : Harvard Univ. Press.

BROWN, J. L. (1963). — Social organization and behavior of the Mexican Jay. *Condor*, 65 : 126-153.

BROWN, J. L. et ORIANS, G. H. (1970). — Spacing patterns in mobile animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1 : 239-262.

BROWN, R. H. J. (1963). — The flight of birds. *Biol. Rev.*, 38 : 460-489.

BROWN, W. H. et WILSON, E. O. (1956). — Character displacement. *Syst. Zool.*, 5 : 48-64.

BUSHKIRK, W. H. (1976). — Social systems in a tropical forest avifauna. *Am. Nat.*, 110 : 293-310.

CABALLÉ, G. (1978). — Essai sur la géographie forestière du Gabon. *Adansonia*, 17 : 425-440.

CABALLÉ, G. (1979). — Formations ligneuses. *in* « *Atlas du Gabon* ». Paris : Berger-Levrault.

CABALLÉ, G. (1984). — Essai sur la dynamique des peuplements de lianes ligneuses d'une forêt du Nord-Est du Gabon. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 39 : 3-36.

CACHAN, P. (1963). — Signification écologique des variations microclimatiques verticales dans la forêt sempervirente de Basse Côte d'Ivoire. *Ann. Fac. Sc. Univ. Dakar, Sc. Anim.*, 8 : 89-155.

CACHAN, P. et DUVAL, J. (1963). — Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de Basse Côte d'Ivoire. *Ann. Fac. Sc. Univ. Dakar, Sc. Anim.*, 8 : 5-87.

CAPLE, G., BALDA, R. P. et WILLIS, W. R. (1983). - The physics of leaping animals and the evolution of preflight. *Am. Nat.*, 121 : 455-467.

CARACO, T. (1979a). — Time budgeting and group size : a theory. *Ecology*, 60 : 611-617.

CARACO, T. (1979b). — Time budgeting and group size : a test of theory. *Ecology*, 60 : 618-627.

CARPENTER, F. L. et MACMILLEN, R. E. (1976). — Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawiian honeycreeper. *Science*, 194 : 639-642.

CASE, T. H. (1979). — Optimal body size and an animal's diet. *Acta Biother.*, 28 : 54-69.

CHAPIN, J. P. (1948). — Variation and hybridization among the paradise flycatchers of Africa. *Evolution*, 2 : 111-126.

CHAPIN, J. P. (1953). — The birds of the Belgian Congo. Vol. 3. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 75 A

CHARLES-DOMINIQUE, P. (1971). — Éco-éthologie des Prosimiens du Gabon. *Biol. Gabon.*, 7 : 121-228.

CLARKE, B. (1969). — The evidence for apostatic selection. *Heredity* 24 : 347-352.

CODY, M. L. (1971). — Finch flocks in the Mohave Desert. *Theor. Popul. Biol.*, 2 : 142-158.

CODY, M. L. (1973). — Character convergence. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 189-211.

CODY, M. L. (1974). — *Competition and the structure of bird communities*. Princeton : Univ. Press.

CODY, M. L. et DIAMOND, J. M. (1975). — *Ecology and evolution of communities*. Cambrige : Harvard Univ. Press.

CODY, M. L. et MOONEY, H. A. (1978). — Convergence versus nonconvergence in mediterranean climate ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9 : 265-321.

COLWELL, R. K. et FUENTES, E. R. (1975). — Experimental studies of the niche. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6 : 281-310.

CONANT, S. (1977). — The breeding biology of the Oahu Elepaio. *Wilson Bull.*, 89 : 193-210.

CONNELL, J. H. (1975). — Some mechanisms producing structure in natural communities : a model and evidence from experiments. P. 460-490 *in* M. L. Cody et J. M. Diamond (Edit.) « *Ecology and evolution of communities* ». Cambridge : Harvard Univ. Press.

CONNELL, J. H. (1978). — Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, 199 : 1302-1310.

CONNELL, J. H. et ORIAS, E. (1964). — The ecological regulation of species diversity. *Am. Not.*, 98 : 399-414.

CORNELL, H. (1974) . — Parasitism and distributional gaps between allopatric species. *Am. Nat.*, 108 : 880-883.

CREUZ, G. (1955). — Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuco* (Pallas)). Eine Populationsstudie. *J. Orn.*, 96 : 241-326.

CROME, F. H. J. (1978). — Foraging ecology of an assemblage of birds in lowland rainforest in northern Queensland. *Austr. J. Ecol.*, 3 : 195-212.

CROWELL, K. L. (1968). — Competition between two West Indian flycatchers *Elaenia*. *Auk*, 85 : 265-286.

Source : MNHN, Paris

CROXALL, J. P. (1976). — The composition and behaviour of some mixed-species bird flocks in Sarawak. *Ibis*, 118 : 333-346.

CROXALL, J P. (1977). — Feeding behaviour and ecology of New Guinea rainforest insectivorous passerines. *Ibis*, 119 . 113-146.

CROZE, H. (1970). — Searching image in Carrion Crows. *Z. Tierpsychol.*, Bhft 5 : 1-86.

CRUIZIAT, P. (1966). — Note sur le microclimat de la strate inférieure de la forêt équatoriale comparé à celui d'une clairière. *Biol. Gabon.*, 2 : 361-402.

CRUZ, A. (1980). — Feeding ecology of the Black-whiskered Vireo and associated gleaning birds in Jamaica. *Wilson Bull.*, 92 : 40-52.

CURIO, E. (1959). — Verhaltensstudien am Trauerschnäpper. *Z. Tierpsychol.*, Bhft 3 : 1-118.

CUSTER, T. W. et PITELKA, F. A. (1975). — Correction factors for digestion rates for prey taken by Snow Bunting *(Plectrophenax nivalis)*. *Condor*, 77 : 210-212.

DAGET, J. (1976). — *Les modèles mathématiques en Écologie*. Paris : Masson.

DAGET, P. (1977). — Ordination des profils écologiques. *Natur. monspel., Sér. Bot.*, 26 : 109-128.

DAVIES, N. B. (1976). — Parental care and the transition to independant feeding in the young Spotted Flycatcher *Muscicapa striata*. *Behaviour*, 59 : 280-295.

DAVIES, N. B. (1977). — Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*) : a field study on optimal foraging. *Anim. Behav.*, 25 : 1016-1033.

DAVIS, D. E. (1946). — A seasonal analysis of mixed flocks of birds in Brazil. *Ecology*, 27 : 168-181.

DIAMOND, J. M. (1973). — Distributional ecology of New Guinea birds. *Science*, 179 : 759-769.

DIAMOND, J. M. (1975). — Assembly of species communities. P. 342-444 *in* M. L. Cody et J. M. Diamond (Édit.) « *Ecology and evolution of communities* ». Cambridge : Harvard Univ. Press.

DIAMOND, J. M. (1978). — Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Am. Scient.*, 66 : 322-331.

DILGER, W. C. (1956). — Adaptative modifications and ecological isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Wilson Bull.*, 68 : 171-199.

DOBZHANSKY, T. (1950). — Evolution in the tropics. *Am. Scient.*, 38 : 209-221.

DORST, J. (1971). — *La vie des oiseaux*. 2 vol. et *Les oiseaux dans leur milieu*. Lausanne : Édit. Rencontres.

DORST, J. (1974). — Hypothèses sur les causes de la diversification et de la richesse spécifique de l'avifaune néotropicale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 278 (D) : 2535-2540.

DORST, J. (1976). — Historical factors influencing the richness and diversity of the South American avifauna. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 16 : 17-35.

DOWNHOVER, J. F. (1976). — Darwin's finches and the evolution of sexual dimorphism in body size. *Nature*, 263 : 558-563.

EDINGTON, J. M. et EDINGTON, M. A. (1972). — Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an Upland wood. *J Anim. Ecol.*, 41 : 331-357.

EISENTRAUT, M. (1973). — Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. *Bonn. zool. Monogr.*, 3 : 1-428.

ELTON, C. S. (1946). — Competition and the structure of ecological communities. *J. Anim. Ecol.*, 15 : 54-68.

ELTON, C. S. (1973). — The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, 42 : 55-104.

EMLEN, J. M (1966). — The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.*, 107 : 580-584.

ENGELS, W. L. (1940). — Structural adaptations in thrashers (Mimidae : genus *Toxostoma*) with comments on interspecific relationships. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 42 : 341-400.

ENDERS, F. (1975). — The influence of hunting manner on prey size, particularly in spiders with long attack distances (Araneidae, Linyphiidae, and Salticidae). *Am. Nat.*, 109 : 737-763.

ERARD, C. (1960). — Notes sur des associations aviennes. *Nos Oiseaux*, 25 : 272-285.

ERARD, C. (1975). — Affinités de *Batis minima* (J. et E. Verreaux) et de *B. ituriensis* Chapin. *L'Oiseau et R.F.O.*, 45 : 235-240.

ERARD, C. (1986). — Richesse spécifique de deux peuplements d'oiseaux forestiers équatoriaux : une comparaison Gabon-Guyane. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, A, 132 : 53-66.

ERARD, C. et HAGNIER, C. (1960). — Observations sur des groupements d'oiseaux hivernant en Champagne. *Nos Oiseaux*, 25 : 223-227.

ERARD, C. et LARIGAUDERIE, F. (1972). — Observations sur la migration prénuptiale dans l'ouest de la Libye (Tripolitaine et plus particulièrement Fezzan). *L'Oiseau et R.F.O.*, 42 : 81-169 et 253-284.

FERRY, C. et FROCHOT, B. (1965). — Un dénombrement de pics en forêt de Cîteaux. *Jean-le-Blanc*, 4 : 70-76.

FERRY, C. et FROCHOT, B. (1968). — Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers en Bourgogne. II — Trois années de dénombrements des oiseaux nicheurs sur un quadrat de 16 hectares en forêt de Cîteaux. *Alauda*, 36 : 63-82.

FERRY, C. et FROCHOT, B. (1970). — L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques. *Terre et Vie*, 24 : 153-250.

FIELD, G. D. (1971). — Breeding behaviour of a pair of Black and white Flycatchers *Bias musicus* at Freetown. *Bull. Niger. Orn. Soc.*, 8 (29) : 3-6.

FITZPATRICK, J. W. (1980). — Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor*, 82 : 43—57.

FITZPATRICK, J. W. (1985). — Form, foraging behavior, and adaptative radiation in the Tyrannidae. *Orn. Monogr.*, 36 : 447-470.

FLEISCHER, R. C. et JOHNSTON, R. F. (1984). — The relationships between winter climate and selection on body size of House Sparrows. *Can. J. Zool.*, 62 : 405-410.

FLORENCE, J. (1981). — *Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense et humide sempervirente du Gabon*. Thèse 3e Cycle. Université Louis Pasteur, Strasbourg.

FLORENCE, J. et HLADIK, A. (1980). — Catalogue des phanérogames et des Ptéridophytes du N-E du Gabon (6e liste). *Adansonia*, 20 : 235-253.

FOGDEN, M. P. L. (1972). — The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis*, 114 : 307-343.

FRASER, W. (1983). — Foraging patterns of some South African flycatchers. *Ostrich*, 54 : 150-155.

FRIONNET, C. (1913). — *Les oiseaux de la Hte Marne et des départements limitrophes*. Chaumont.

FRITH, D. W. (1984). — Foraging ecology of birds in an upland tropical rainforest in north Queensland. *Aust. Wildl. Res.*, 11 : 325-347.

FRIEDMANN, H. (1966). — A contribution to the ornithology of Uganda. *Las Angeles County Mus. Nat. Hist., Bull., Sci.*, 3 : 1-55.

FRIEDMANN, H. et WILLIAMS, J. G. (1969). — The birds of the Sango bay forests, Buddu Country, Masaba district, Uganda. *Los Angeles County Mus. Nat. Hist., Contrib. Sci.*, 162 : 1-48.

GADDIS, P. (1980). — Mixed flocks, accipiters and antipredator behavior. *Condor*, 82 : 348-349.

GANNON, G. R (1934). — Associations of small insectivorous birds. *Emu*, 34 : 122-129.

Source : MNHN, Paris

GASTON, A. J. (1974). — Adaptation in the genus *Phylloscopus*. *Ibis*, 116 : 432-450.

GAUSE, G. F. (1934). — *The stuggle for existence*. Baltimore : Williams et Williams.

GERMAIN, M., DRAGESCO, J., ROUX, F. et GARCIN, H. (1973). — Contribution à l'ornithologie du Sud-Cameroun. II. Passériformes. *L'Oiseau et R.F.O.*, 43 : 212-259.

GÉROUDET, P. (1957). — *Les Passereaux. III : des pouillots aux moineaux*. Neuchâtel et Paris : Delachaux et Niestlé.

GLOWACINSKI, Z. et JÄRVINEN, O. (1975). — Rate of secundary succession in forest bird communities. *Orn. Scand.*, 6 : 33-40.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962). — *Die Brutvögel der Schweiz*. Aarau : Verlag Aargauer Tagblatt A G.

GOODMAN, D. (1975). — The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Quart. Rev. Biol.*, 50 : 237-266.

GOSS-CUSTARD, J. D. (1970). — Dispersion in some overwintering birds. P. 3-25 *in* J. H. Crook (Edit.) « *Social behaviour in birds and mammals* ». Londres : Academic Press.

GOTSHEN, T. (1960). — Observations hivernales de bandes de petits oiseaux dans les forêts de la station biologique de Zvengorod, de l'université de Moscou. *Zool. Zh.*, 39 : 1545-1552.

GRAIG-SMITH, P. W. (1978a). — The formation, structure and function of mixed-species insectivorous bird flocks in West African savanna woodland. *Ibis*, 120 : 284-297.

GRAIG-SMITH, P. W. (1978b). — Imitative foraging in mixed-species flocks of Seychelles birds. *Ibis*, 120 : 233-235.

GRAIG-SMITH, P. W. et DAVIDSON, N. C. (1977). — Weights of West African savanna birds. *Bull. Brit. Orn. Cl.*, 97 : 96-99.

GRANT, P. R. (1965). — The adaptive significance of some size trends in island birds. *Evolution*, 19 : 355-367.

GRANT, P. R. (1966). — Further information on the relative length of the tarsus in land birds. *Postilla*, 98 : 1-13.

GRANT, P. R. (1967). — Bill length variability in birds of the Tres Marias Islands, Mexico. *Canad. J. Zool.*, 45 : 805-815.

GRANT, P. R. (1968). — Bill size, body size, and the ecological adaptations of birds species to competitive situations on islands. *Syst. Zool.*, 17 : 319-333.

GRANT, P. R. (1972). — Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4 : 39-68.

GRANT, P. R. (1975). — The classical case of character displacement. *Evol. Biol.*, 8 : 237-337.

GRANT, P. R. (1979). — Ecological and morphological variation of Canary Island Blue Tits, *Parus caeruleus* (Aves : Paridae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 11 : 103-129.

GREENBERG, R. (1981). — Dissimilar bill shapes in new world tropical versus temperate forest foliage-gleaning birds. *Oecologia* (Berl.), 49 : 143-147.

GREENBERG, R. et GRADWOHL, J. (1980). — Leaf surface specializations of birds and arthropods in a Panamanian forest. *Oecologia* (Berl.), 46 : 115-124.

GRINNELL, J. (1903). — Call notes of the Bushtit. *Condor*, 5 : 85-87.

GRINNELL, J. (1904). — The origin and distribution of the Chestnut-backed Chickadee *Auk*, 21 : 364-382.

GRINNELL, J. (1917). — The niche-relationships of the Californian Thrasher. *Auk*, 34 : 427-433.

HAFFER, J. (1969). — Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165 : 131-137.

HAFFER, J. (1974). — Avian speciation in tropical South America. *Publ. Nuttal. Ornith. Cl.*, 14 : 1-390.

HALL, B. P. (1960). — The ecology and taxonomy of some Angolan birds. *Bull. Brit. Mus. (N. H.)*, 6 : 370-453.

HALL, B. P. et MOREAU, R. E. (1970). — *An atlas of speciation in African passerine birds*. Londres : Brit. Mus. (Nat. Hist.).

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. et TOMLINSON, P. B. (1978). — *Tropical trees and forests, an architectural analysis*. Berlin : Springer Verlag.

HALLÉ, N. (1964). - Première liste de Phanérogames et de Ptéridophytes des environs de Makokou, Mékambo et Bélinga. *Biol. Gabon.*, 1 : 41-46.

HALLÉ, N. (1965). — Seconde liste de Phanérogames et de Ptéridophytes du N-E du Gabon (Makokou, Mékambo, Bélinga). *Biol. Gabon.*, 1 : 337-344.

HALLÉ, N. et LE THOMAS, A. (1967). — Troisième liste des Phanérogames du N-E du Gabon. *Biol. Gabon.*, 3 : 113-120.

HALLÉ, N. et LE THOMAS, A. (1970). — Quatrième liste des Phanérogames et Ptéridophytes du N-E du Gabon. *Biol. Gabon.*, 6 : 131-138.

HALLÉ, N., LE THOMAS, A. et GAZEL, M. (1967). — Trois relevès botaniques dans les forêts de Bélinga (N-E Gabon). *Biol. Gabon.*, 3 : 43-58.

HAMILTON, T. H. (1961). — The adaptative significances of intraspecific trends of variation in wing length and body size among bird species. *Evolution*, 15 : 180-195.

HAMILTON, T. H. (1962). — Species relationship and adaptation for sympatry in the genus *Vireo*. *Condor*, 64 : 40-68.

HAMILTON, W. D. (1971). — Geometry for the selfish herd. *J. theo. Biol.*, 31 : 295-311.

HARDIN, G. H. (1960). — The competitive exclusion principle. *Science*, 131 : 1292-1297.

HARESTAD, A. S. et BUNNELL, F. L. (1979). — Home range and body weight -a reevaluation. *Ecology*, 60 : 389-402.

HARTLEY, P. H. T. (1953). — An ecological study of the feeding habits of the English titmice. *J. Anim. Ecol.*, 22 : 261-288.

HARTMAN, F. A. (1961). — Locomotor mechanisms of birds. *Smiths. Misc. Coll.*, 143 : 1-91.

HEATWOLE, H. (1965). — Some aspects of the association of Cattle Egrets with cattle. *Anim. Behav.*, 13 : 79-83.

HEBERT, P. D. N. (1980). — Moth communities in montane Papua New Guinea. *J. Anim. Ecol.*, 49 : 593-602.

HECHT, M. K., OSTROM, J. H., VIOHL, G. et WELLNHOFER, P. (Edit.) (1985). — *The beginnings of birds*. Eichstätt : Freunde des Jura-Museums.

HEINRICH, G. (1958). — Zur Verbreitung und Lebensweise der Vögel von Angola. *J. Orn.*, 99 : 121-141, 322-362, 399-421.

HENDRICKSON, J. A. (1981). — Community-wide character displacement reexamined. *Evolution*, 35 : 794-810.

HENRY, C. (1979a). — Le concept de niche écologique illustré par le cas de populations congénériques sympatriques du genre *Acrocephalus*. *Terre Vie, Rev. Écol.*, 33 : 457-492.

HENRY, C. (1979b). — *Écologie d'une communaute de passereaux paludicoles*. Thèse : Orléans.

HENWOOD, K. et FABRICK, A. (1979). — A quantitative analysis of the dawn chorus : temporal selection for communicatory optimization. *Am. Nat.*, 114 : 260-274.

HERRERA, C. M. (1978). — Individual dietary differences associated with morphological variation in Robins *Erithacus rubecula*. *Ibis*, 120 : 542-545.

HERRERA, C. M. (1979). — Ecological aspects of heterospecific flocks formation in a Mediterranean passerine bird community. *Oikos*, 33 : 85-96.

HESPENHEIDE, H. A. (1971a). — Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis*, 113 : 59-72.

HESPENHEIDE, H. A. (1971b). — Flycatcher habitat selection in the eastern deciduous forest. *Auk*, 88 : 61-74.

Source : MNHN, Paris

HESPENHEIDE, H. A. (1973). — Ecological inferences from morphological data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4 : 213-229.

HESPENHEIDE, H. A. (1975a). — Selective predation by two swifts and a swallow in Central America. *Ibis*, 117 : 82-99.

HESPENHEIDE, H. A. (1975b). — Prey characteristics and predator niche width. P. 158-180 *in* M. L. Cody et J. M. Diamond (Edit.) « *Ecology and evolution of communities* ». Cambridge : Harvard Univ. Press.

HINDE, R. A. (1956). — The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, 98 : 340-369.

HINDWOOD, K. A. (1937). — The flocking of birds with particular reference to the association of small insectivorous birds. *Emu*, 36 : 254-261.

HLADIK, A. (1978). — Phenology of leaf production in rain forest of Gabon : distribution and composition of food of folivores. *In* Montgomery « *The Ecology of Arboreal Folivores* », Smiths. Inst. Press : 51-71.

HLADIK, A. (1982). — Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Oecol. (Oecol. gener.)*, 3 : 373-392.

HLADIK, A. et HALLÉ, N. (1973). — Catalogue des Phanérogames du N-E Gabon (cinquième liste). *Adansonia*, 13 : 527-544.

HOLLING, C. S. (1965). — The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entom. Soc. Canada*, 45 : 1-60.

HOLMES, R. T., BLACK, C. P. et SHERRY, T. W. (1979). — Comparative bioenergetics of three insectivorous passerines in a deciduous forest. *Condor*, 81 : 9-20.

HOLMES, R. T., BONNEY, R. E. Jr et PACALA, S. W. (1979). — Guild structure of the Hubbard Brook bird community : a multivariable approach. *Ecology*, 60 : 512-520.

HORN, H. S (1968). — The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's Blackbird *Euphagus cyanocephalus*. *Ecology*, 49 : 682-694.

HORN, H. S. et MAY, R. M. (1977). — Limits of similarity among coexisting competitors. *Nature*, 270 : 660-661.

HOWELL, D. J. (1979). — Flock foraging in nectar-feeding bats : advantages to the bats and to the host plants. *Am. Nat.*, 114 : 23-49.

HUBBARD, J. P. et HUBBARD, C. L. (1970). — Foraging behavior in the Blue Flycatcher. *Auk*, 87 : 154-156.

HUMPHREYS, W. F. (1981). — Towards a simple index based on live-weight and biomass to predict assimilation in animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 50 : 543-561.

HUSTON, M. (1979). — A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.*, 113 : 81-101.

HUTCHINSON, G. E. (1958). — Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22 : 415-427.

HUTCHINSON, G. E. (1959). — Hommage to Santa-Rosalia *or* Why are there so many kinds of animals ? *Am. Nat.*, 93 : 145-159.

HUTCHINSON, G. E. (1978). — *An introduction to population ecology*. New Haven : Yale Univ. Press.

HUTTO, R. L. (1981). — Seasonal variation in the foraging behavior of some migratory western wood warblers. *Auk*, 98 : 765-777.

HUXLEY, J. (1942). — *Evolution : the modern synthesis*. Allen et Unwin.

IRWIN, M. P. S. (1981). — *The birds of Zimbabwe*. Harare, Zimbabwe.

JAMES, C. J., JOHNSTON, R. F., WAMER, N. O., NIEMI, G. J. et BOECKLEN, W. J. (1984). — The grinnellian niche of the Wood Thrush. *Am. Nat.*, 124 : 17-47.

JAMES, F. C. (1970). — Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51 : 365-390.

JAMES, F. C. (1982). — The ecological morphology of birds : a review. *Ann. Zool. Fennici*, 19 : 265-275.

JAMES, R. D. (1976). — Foraging behavior and habitat selection of three species of vireos in southern Ontario. *Wilson Bull.*, 88 : 62-75.

JANZEN, D. H. (1973). — Sweet samples of tropical foliage insects : effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. *Ecology*, 54 : 687-708.

JANZEN, D. H. et SCHOENER, T. W. (1968). — Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49 : 96-110.

JENKINS, S. H. (1981). — Common patterns in home range — body size relationships of birds and mammals. *Am. Nat.*, 118 : 126-128.

JOHNSON, D. N. (1984). — The coexistence of the Red-bellied Paradise Flycatcher *Tchitrea rufiventer* and the Chestnut Wattled-eye *Diaphorophyia castanea* (Muscicapidae) in Nigerian rain forest. *Proc. Fifth Pan. African Orn. Congr.* : 264-274.

JOHNSON, E. J., BEST, L. B. et HEAGY, P. A. (1980). — Food sampling biases associated with the « ligature method ». *Condor*, 82 : 186-192.

JOHNSON, R. A. (1954). — The behavior of birds attending army ants raids on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Proc. Linn. Soc. New York*, 63-65 : 41-70.

JOHNSTON, D. W. (1971). — Niche relationships among some deciduous forest flycatchers. *Auk*, 88 : 796-804.

JOHNSTON, D. W. et ODUM, E. P. (1956). — Breeding birds population in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*, 37 : 50-61.

JONES, S. E. (1977). — Coexistence in mixed species antwren flocks. *Oikos*, 29 : 366-375.

KARR, J. (1971). — Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecol. Monogr.*, 41 : 207-233.

KARR, J. (1976a). — Weights of African birds. *Bull. Brit. Orn. Cl.*, 96 : 92-96.

KARR, J. (1976b). — Within and between-habitat avian diversity in African and neotropical lowland habitats. *Ecol. Monogr.*, 46 : 457-481.

KARR, J. R. et JAMES, F. C. (1975). — Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. P. 258-291 *in* M. L. Cody et J. M. Diamond (Edit.) « *Ecology and evolution of communities* », Cambridge : Harvard Univ. Press.

KARR, J. R. et ROTH, R. R. (1971). — Vegetation structure and avian diversity in several new world areas. *Am. Nat.*, 105 : 423-435.

KEAST, A. (1972). — Ecological opportunities and dominant families, as illustrated by the neotropical Tyrannidae (Aves). *Ecol. Biol.*, 5 : 229-277.

KING, A. S. et KING, D. Z. (1979). — Avian morphology : general principles. P. 1-38 *in* A. S. King et J. McLelland (Edit.) « *Form and function in birds* » Vol. 1. Londres, New York : Academic Press.

KIPP, F. (1936). — Studien über den Vogelzug in Zusammenhang mit Flügelbau und Mauserzyklus. *Mitt. Vogelwelt*, 35 : 49-80.

KIPP, F. (1942). — Über Flügelbau und Wanderzug der Vögel. *Biol. Zbl.*, 62 : 289-299.

KIPP, F. (1958). — Zur Geschichte des Vogelzuges auf der Grundlage der Flügelanpassungen. *Vogelwarte*, 19 : 233-242.

KLOPFER, P. H. (1962). — *Behavioral aspects of ecology*. Prentice-Hall : Englewood Cliffs.

KLOPFER, P. H. et MACARTHUR, R. H. (1960). — Niche size and faunal diversity. *Am. Nat.*, 94 : 293-300.

Source : MNHN, Paris

KLOPFER, P. H. et MACARTHUR, R. H. (1961). — On the causes of tropical species diversity : niche overlap. *Am. Nat.*, 95 : 223-226.

KREBS, J. R. (1973). — Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Canad. J. Zool.*, 51 : 1275-1288.

KREBS, J. R. (1974). — Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour* 51 : 99-134.

KREBS, J. R., MCROBERTS, M. H. et CULLEN, J. M. (1972). — Flocking and feeding in the Great Tit *Parus major* - an experimental study. *Ibis*, 113 : 59-72.

KRUUK, H. (1964). — Predators and anti-predator behaviour of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). *Behaviour*, suppl. 11 : 1-129.

LACK, D. (1944). — Ecological aspects of species formation in passerine birds. *Ibis*, 86 : 260-286.

LACK, D. (1947). — *Darwin's Finches*. Cambridge : University Press.

LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers*. Oxford : Clarendon Press.

LACK, D. (1966). — *Population studies of birds*. Oxford : Clarendon Press.

LACK, D. (1968). — *Ecological adaptations for breeding in birds*. Londres : Methuen.

LACK, D. (1971). — *Ecological isolation in birds*. Oxford : Blackwell Scientific Publ.

LAMOTTE, M. (1979). — La niche écologique, des concepts théoriques aux utilisations pratiques. *Terre Vie, Rev. Ecol.*, 33 : 509-520.

LAWTON, J. H. et STRONG, D. R. (1981). — Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.*, 118 : 317-338.

LAZARUS, J. (1972). — Natural selection and the function of flocking in birds : a reply to Murton. *Ibis*, 114 : 556-558.

LEDERER, R. J. (1975). — Bill size, food size, and jaw forces of insectivorous birds. *Auk*, 92 : 385-387.

LEDERER, R. J. (1984). — A view of avian ecomorphological hypotheses. *Ökol. Vögel (Ecol. Birds)*, 6 : 119-126.

LEISLER, B. (1977). — Die ökologische Bedeutung der Locomotion mitteleuropäischer Schwirle (*Locustella*). *Egretta*, 20 : 1-25.

LEISLER, B. (1981). — Die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger (*Acrocephalus*, Sylvinae). I. Habitattrennung, *Vogelwarte*, 31 : 45-74.

LEISLER, B. et WINKLER, H. (1985). — Ecomorphology. *Current Ornith.*, 2 : 155-186.

LE LOUARN, H. (1970). — Comparaison des densités de populations des passereaux nicheurs dans divers types de forêts. *Passer*, 6 : 60-77.

LEMÉE, G. (1978). — La hêtraie naturelle de Fontainebleau. P. 75-128. *In* M. Lamotte et F. Bourlière (Édit.) « *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres* ». Paris : Masson.

LEVINS, R. (1968). — *Evolution in changing environments*. Princeton : Princeton Univ. Press.

LITTLE, J. de V. (1964). — Notes on the breeding behaviour of the Paradise Flycatcher. *Ostrich*, 35 : 32-41.

LORENZ, K. (1963). — *On aggression*. New York : Bantam.

LOVEJOY, T. E. (1974). — Bird diversity and abundance in amazon forest communities. *Living Bird*, 13 : 127-191.

LOYN, R. H. (1980). — Bird populations in a mixed eucalypt-forest used for production of wood in Gippsland, Victoria. *Emu*, 80 : 145-156.

LUNDBERG, A., ALATALO, R. V., CARLSON, A. et ULFSTRAND, S. (1981). — Biometry, habitat distribution and breeding success in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Orn. Scandinav.*, 12 : 68-79.

MACARTHUR, R. H. (1958). — Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forest. *Ecology*, 39 : 599-619.

MACARTHUR, R. H. (1968). — The theory of the niche. P. 159-176 *in* R. C. Lewontin (Edit.) « *Population biology and evolution* ». New York : Syracuse Univ. Press.

MACARTHUR, R. H. (1969). — Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1 : 19-30.

MACARTHUR, R. H. (1972). — *Geographical ecology — patterns in the distribution of species*. New York : Harper et Rowe.

MACARTHUR, R. H. et LEVINS, R. (1964). — Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 51 : 1207-1210.

MACARTHUR, R. H. et LEVINS, R. (1967). — The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 101 : 377-385.

MACARTHUR, R. H. et MACARTHUR, J. W. (1961). — On bird species diversity. *Ecology*, 42 : 594-598.

MACARTHUR, R. H., MACARTHUR, J. W. et PREER, J. (1962). — On bird species diversity. II. Prediction of bird censuses from habitat measurements. *Am. Nat.*, 96 : 167-174.

MACARTHUR, R. H., RECHER, H. et CODY, M. (1966). — On the relation between habitat selection and species diversity. *Am. Nat.*, 100 : 319-332.

MACKWORTH-PRAED, C. W. et GRANT, C. H. B. (1973). — *Birds of west central and western Africa*. 2. London : Longmans.

MACQUEEN, P. M. (1960). — Territory and song in the Least Flycatcher. *Wilson Bull.*, 62 : 194-205.

MAIORANA, V. (1978). — An explanation of ecological and developmental constants. *Nature*, 273 : 375-376.

MAIORANA, V. (1981). — Prey selection by sight : random or economic ? *Am. Nat.*, 118 : 450-451.

MALBRANT, R. et MACLATCHY, A. (1949). — *Faune de l'équateur africain français. Tome 1. Oiseaux*. Paris : Lechevalier.

MANLY, B. F. J., MILLER, P. et COOK, L. M. (1972). — Analysis of a selective predation experiment. *Am. Nat.*, 106 : 719-736.

MARCHANT, S. (1942). — Some birds of the Owerri Province, S. Nigeria. *Ibis*, 6 : 137-196.

MARCHANT, S. (1952). — Notes on the birds of south-eastern Nigeria. *Ibis*, 95 : 38-69.

MARTEN, K. et MARLER, P. (1977). — Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2 : 271-290.

MARTEN, K., QUINE, D. et MARLER, P. (1977). — Sound transmission and its significance for animal vocalization. II. Tropical forest habitats. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2 : 291-302.

MARTI, C. D. (1974). — Feeding ecology of four sympatric owls. *Condor*, 76 : 45-61.

MARTIN, P. S. et WRIGHT, H. E. (Edit.) (1967). — *Pleistocene extinctions*. New Haven : Yale Univ. Press.

MAURER, B. A. (1984). — Interference and exploitation in bird communities. *Wilson Bull.*, 96 : 380-395.

MAY, R. M. (1973). — *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton : Princeton Univ. Press.

MAY, R. M. (1975). — Some notes on estimating the competition matrix, α. *Ecology*, 56 : 737-741.

MCCLURE, H. E. (1967). — The composition of mixed species flocks in lowland and submontane forests of Malaya. *Wilson Bull.*, 79 : 131-154.

MCLACHLAN, G. R. et LIVERSIDGE, R. (1970). — *Roberts birds of South Africa*. 3e éd. Le Cap : Cape and Transvaal Printers Ltd.

Source : MNHN, Paris

M'Closkey, R. T. (1976). — Community structure in sympatric rodents. *Ecology*, 57 : 728-739.

McNab, B. K. (1963). — Bioenergetics and the determination of home range size. *Am. Nat.*, 97 : 133-140.

Meise, W. (1968). — Zur Speciation afrikanischer, besonders angolasischer Singvögel der Gattung *Terpsiphone*, *Dicrurus* und *Malaconotus*. *Zool. Beitr. NF*, 14 : 1-60.

Miller, R. C. (1922). — The significance of the gregarious habit. *Ecology*, 3 : 122-126.

Moermond, T. C. (1979a). — Habitat constraint on the behaviour, morphology and community structure of *Anolis* lizards. *Ecology*, 60 : 152-164.

Moermond, T. C. (1979b). — The influence of habitat structure on *Anolis* foraging behaviour. *Behaviour*, 70 : 147-167.

Moreau, R. E. (1944). — Some weights of African and of wintering palearctic birds. *Ibis*, 86 : 16-29.

Moreau, R. E. (1949). — The breeding of a Paradise Flycatcher. *Ibis*, 91 : 256-279.

Moreau, R. E. (1966). — *The bird faunas of Africa and its islands*. New York : Acad. Press.

Morris, D. (1955). — The seed preferences of certain finches under controlled conditions. *Avicult. Mag.*, 61 : 271-287.

Morse, D. H. (1971). — The insectivorous bird as an adaptive strategy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 177-200.

Morse, D. H. (1973). — The foraging of small populations of Yellow Warblers and American Redstarts. *Ecology*, 54 : 346-355.

Morse, D. H. (1976). — Variables affecting the density and territory size of breeding spruce-woods warblers. *Ecology*, 57 : 290-301.

Morse, D. H. (1980). — Foraging and coexistence of spruce-woods warblers. *Living bird*, 18 : 7-25.

Morse, D. J. (1967). — Foraging relationships of Brown-headed Nuthatches and Pine Warblers. *Ecology*, 48 : 94-103.

Morse, D. J. (1970). — Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecol. Monogr.*, 40 : 119-168.

Morse, D. J. (1977). — Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *Bioscience*, 27 : 332-339.

Morse, D. J. (1978). — Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis*, 120 : 298-312.

Moynihan, M. (1962). — The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds. *Smiths. Misc. Coll.*, 143 (7) : 1-140.

Munn, C. A. et Terborgh, J. W. (1979). — Multi-species territoriality in neotropical foraging flocks. *Condor*, 81 : 338-347.

Murdoch, W. W. et Oaten, A. (1975). — Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.*, 9 : 1-131.

Murton, R. K. (1968). — Some predator-prey relationship in bird damage and population control. P. 157-169 *in* R. K. Murton et E. N. Wright. The problems of birds as pests. *Symp. Inst. Biol.*, 17.

Murton, R. K. (1971). — Why do some bird species feed in flocks ? *Ibis*, 113 : 534-536.

Murton, R. K. et Isaacson, A. J. (1962). — The functional basis of some behaviour in the Wood Pigeon *Columba palumbus*. *Ibis*, 114 : 503-521.

Nachtigall, W. (1979). — Der Taubenflugel in Gleitflugstellung ; geometrische Kenngroßen der Flugelprofile und Luftkrafterzeugung. *J. Orn.*, 120 : 30-40.

Neave, S. A. (1910). — On the birds of Northern Rhodesia and the Katanga district of Congoland. Part. I. *Ibis*, 4 (9) : 78-155.

Neunteufel, N. (1953). — Un ejemplo de simbiosis temporal de aves silvestres. *Hornero*, 10 : 74-77.

Nice, M. M. (1941). — The role of territory in bird life. *Amer. Midl. Nat.*, 26 : 441-487.

Nichols, J. T. (1912). — Notes on recognition marks in certain species of birds. *Auk*, 29 : 44-48.

Niemi, G. J. (1985). — Patterns of morphological evolution in bird genera of new world and old world peatlands. *Ecology*, 66 : 1215-1228.

Nilsson, S. G. et Alerstam, T. (1976). — Resource division among birds in North Finnish coniferous forest in autumn. *Ornis. Fenn.*, 53 : 15-27.

Noble, G. K. (1939). — The role of dominance in the life of birds. *Auk*, 56 : 263-273.

Norberg, U. M. (1979). — Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest and the treecreeper in relation to locomotor pattern of feeding station selection. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 287, B 1019 : 131-165.

Norberg, U. M. (1981). — Flight, morphology and the ecological niche in some birds and bats. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 48 : 173-197.

Norberg, U. M. (1985). — Evolution of vertebrate flight : an aerodynamic model for the transition from gliding to active flight. *Am. Nat.*, 126 : 303-327.

Novaes, F. C. (1969). — Análise ecológica de uma avifauna da regiao do rio Acará, Estado do Pará. *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi*, 69 : 1-52.

Novaes, F. C. (1970). — Distribuicao ecológica e abundância das aves em um treeho da mata do baixo rio Guamá (Estado do Pará). *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi*, 71 : 1-54.

Novaes, F. C. (1973). — Aves de uma vegetaçao secundária na foz do Amazonas. *Publ. Avul. Mus. Para. Emilio Goeldi*, 21 : 1-88.

Ogasawara, K. (1965). — The analysis of the mixed flocks of the family Paridae in the botanical garden of the Tohoku University, Sendai. I Seasonal change of the flock formation. *Sci. Rep. Tohoku Univ. (Japan)*, 4e Ser., Biol., 31 : 167-180.

Ohlendorf, H. M. (1974). — Competitive relationships among kingbirds (*Tyrannus*) in Trans-Pecos Texas. *Wilson Bull.*, 86 : 357-373.

Oksanen, L., Fretwell, S. D. et Järvinen, O. (1979). — Interspecific aggression and the limiting similarity of close competitors : the problem of size gaps in some community arrays. *Am. Nat.*, 114 : 117-129.

Oldeman, R. A. A. (1974). — Écotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *Terre Vie*, 28 : 487-520.

Orians, G. H. (1969). — The number of bird species in some tropical forests. *Ecology*, 50 : 783-801.

Paine, R. T. (1966). — Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, 100 : 65-75.

Paloheimo, J. E. (1971). — A stochastic theory of search : implications for predator-prey situations. *Math. Biosciences*, 12 : 105-132.

Pearson, D. L. (1971). — Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. *Condor*, 73 : 46-55.

Pearson, D. L. (1975). — The relation of foliage complexity to ecological diversity of three Amazonian bird communities. *Condor*, 77 : 453-466.

Pearson, D. L. (1977). — A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. *Condor*, 79 : 232-244.

Pennycuick, C. J. (1972). — *Animal flight*. London : Arnold.

Pennycuick, C. J. (1975). — Mechanics of flight. P. 1-75 *in* D. S.

Source : MNHN, Paris

Farner et J. R. King (Edit.) « *Avian biology* ». Vol. 5. New York : Academic Press.

PIANKA, E. R. (1966). — Latitudinal gradients in species diversity : a review of concepts. *Am. Nat.*, 100 : 33-46.

PIANKA, E. R. (1970). — On *r* and *K* selection. *Am. Nat.*, 104 : 592-597.

PIANKA, E. R. (1972). — *r* and *K* selection or *b* and *d* selection ? *Am. Nat.*, 106 : 581-588.

PIANKA, E. R. (1973). — The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 53-74.

PIANKA, E. R. (1975). — Niche relations of desert lizards. P. 292-314 *in* M. L. Cody et J. M. Diamond (Edit.) « *Ecology and evolution of communities* ». Cambridge : Harvard Univ. Press.

PIANKA, E. R. (1983). — *Evolutionary ecology*, 3e éd. New York : Harper et Row.

PIELOU, E. C. (1969). — *An introduction to mathematical ecology*. New York : Wiley-Interscience.

POCOCK, T. N. (1966). — Contribution to the osteology of African birds. *Ostrich*, suppt. 6 : 83-94.

POTTER, P. E. (1972). — Territorial behavior in Savannah Sparrows in southeastern Michigan. *Wilson Bull.*, 84 : 48-59.

POWELL, G. V. N. (1974). — Experimental analysis of the social value of flocking by Starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. *Anim. Behav.*, 22 : 501-505.

POWELL, G. V. N. (1980). — Mixed species flocking as a strategy for neotropical residents. *Acta XVII Congr. Intern. Ornit.*, vol. 2 : 813-819.

PRIGOGINE, A. (1971). — Les oiseaux de l'Itombwe et de son hinterland. *Ann. Mus. Roy. Afr. Cent. Tervuren, Sc. Zool.*, n° 185 : 1-298.

PULLIAM, H. R. (1973). — On the advantages of flocking. *J. theor. Biol.*, 38 : 419-422.

RATKOW, R. J. (1974). — Species-specific foraging behavior in some Hawaiian honeycree pers (*Loxops*). *Wilson Bull.*, 86 : 471-474.

RAND, A. L. (1954). — Social feeding behavior of birds. *Fieldiana : zoology*, 36 : 1-71.

RAND, A. L. (1961). — Wing-length as an indicator of weight : a contribution. *Bird Banding*, 32 : 71-79.

RAND, A. L., FRIEDMANN, H. et TRAYLOR, M. A. Jr (1959). — Birds from Gabon and Moyen Congo. *Fieldiana : zoology*, 41 : 223-411.

RAYNER, J. M. V. (1979). — A new approach to animal flight mechanics. *J. Exp. Biol.*, 80 : 17-54.

RAYNER, J. M. V. (1980). — Vorticity and animal flight. P. 177-199 *in* H. Y. Elder et E. R. Trueman (Edit.) « *Aspects of animal movement* » Cambridge : Univ. Press.

RAYNER, J. M. V. (1981). — Flight adaptations in Vertebrates. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 48 : 137-172.

RECHER, H. F. (1969). — Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America *Am. Nat.*, 103 : 75-80.

RICHARD, A. (1923). — Le Gobe-mouche gris. *Nos Oiseaux*, 6 : 49-55.

RICHARDS, P. W. (1983). — The three-dimensional structure of tropical rain forest. P. 3-10 *in* S. L. Sutton, T. C. Whitmore et A. C. Chadwick (Edit.) « *Tropical rain forest : ecology and management* » Oxford : Blackwell Scient. Publ.

RICKLEFS, R. A. (1977). — A dicriminant function analysis of assemblages of fruit eating birds in Central America, *Condor*, 79 : 228-231.

RICKLEFS, R. A. et COX, G. W. (1977). — Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on St. Kitts, British West Indies. *Oikos*, 29 : 60-66.

RICKLEFS, R. A. et TRAVIS, J. (1980). — A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk*, 97 : 321-338.

RIPLEY, S. D. et HEINRICH, G. H. (1966). — Additions to the avifauna of northern Angola. II. *Postilla*, 95 : 1-29.

ROBINSON, S. K. et HOLMES, R. T. (1982). — Foraging behavior of forest birds : the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology*, 63 : 1918-1931.

ROOT, R. B. (1967). — The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37 : 317-350.

ROOT, R. R. (1976). — Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57 : 773-782.

ROTH, V. L. (1981). — Constancy in the size ratios of sympatric species. *Am. Nat.*, 118 : 394-404.

ROUGEOT, P. C. (1957). — Note sur la biologie de quelques Muscicapidés du Gabon. *L'Oiseau et R.F.O.*, 27 : 277-283.

ROYAMA, T. (1970). — Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the Great Tit (*Parus major L.*). *J. Anim. Ecol.*, 39 : 619-668.

RUBINSTEIN, D. I., BARNETT, R. J., RIDGELY, R. S. et KLOPFER, P. H. (1977). — Adaptive advantages of mixed-species feeding flocks among seed-eating finches in Costa Rica. *Ibis*, 119 : 10-21.

SANDERS, H. L. (1968). — Marine benthic diversity : a comparative study. *Am. Nat.*, 102 : 243-282.

SAUNDERS, A. A. (1936). — Ecology of the birds of Quaker Run Valley, Allegheny State Park, New York. *N. Y. State Mus. Handbook*, 16 : 1-174.

SAVILE, D. B. O. (1957). — Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution*, 11 : 212-224.

SCHOENER, T. W. (1965). — The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*, 19 : 189-213.

SCHOENER, T. W. (1967). — The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155 : 474-477.

SCHOENER, T. W. (1968). — Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, 49 : 123-141.

SCHOENER, T. W. (1970). — Size patterns in West Indian *Anolis* lizards. II. Correlations with the sizes of particular sympatric species-displacement and convergence. *Am. Nat.*, 104 : 233-258.

SCHOENER, T. W. (1971a). — Large-billed insectivorous birds : a precipitous diversity gradient. *Condor*, 73 : 154-161.

SCHOENER, T. W. (1971b). — Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 369-404.

SCHOENER, T. W. (1974). — Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185 : 27-39.

SCHOENER, T. W. (1983). — Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.*, 122 : 240-285.

SCHOENER, T. W. et JANZEN, D. H. (1968). — Some notes on tropical versus temperate insect size patterns. *Am. Nat.*, 101 : 207-224.

SCLATER, W. L. et MOREAU, R. E. (1933). — Taxonomic and field notes on some birds of north-eastern Tanganyika Territory. Part. III. *Ibis*, 13 (3) : 1-33.

SEDGWICK, E. H. (1949). — Mixed associations of small birds in the south-west of Western Australia. *Emu*, 49 : 9-13.

SELANDER, R. K. et GILLER, D. R. (1961). — Analysis of sympatry of Great-tailed and Boat-tailed Grackles. *Condor*, 63 : 29-86.

SERLE, W. (1940). — Field observations on some Northern Nigerian birds. Part. II. *Ibis*, 4 (14) : 1-47.

SERLE, W. (1950). — A contribution to the ornithology of the British Cameroons. *Ibis*, 92 : 343-376, 602-638.

Source : MNHN, Paris

SERLE, W. (1954). — A second contribution to the ornithology of the British Cameroons. *Ibis*, 96 : 47-80.

SERLE, W. (1965). — A third contribution to the ornithology of the British Cameroons. *Ibis*, 107 : 60-94, 230-246.

SHARPE, R. B. (1907). — On further collections of birds from the Efulen district of Cameroon, West Africa. Part. IV. *Ibis*, 8 (4) : 88-106, 591-638, 9 (1) : 416-464.

SHARPE, R. B. (1908). — On further collections of birds from the Efulen district of Cameroon, West Africa. *Ibis*, 9 (2) : 117-129, 317-357.

SHERRY, T. W. (1979). — Competitive interactions and adaptive strategies of American Redstarts and Least Flycatchers in a northern hardwoods forest. *Auk*, 96 : 265-283.

SHERRY, T. W. (1984). — Comparative dietary ecology of sympatric insectivorous neotropical flycatchers (Tyrannidae). *Ecol. Monogr.*, 54 : 313-338.

SHORT, L. L. Jr (1961). — Interspecies flocking of birds of montane forest in Oaxaca, Mexico. *Wilson Bull.*, 73 : 341-347.

SHUGART, H. H. et JAMES, D. (1973). Ecological succession of breeding bird populations in north-western Arkansas. *Auk*, 90 : 62-77.

SIEGEL, S. (1956). — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Tokyo : McGraw-Hill Kogakusha, Ltd.

SIEGFRIED, W. R. et UNDERHILL, L. R. (1975). — Flocking as an anti-predator strategy in doves. *Anim. Behav.*, 23 : 504-508.

SIMBERLOFF, D. S. (1971). — Population sizes of congeneric bird species on islands. *Am. Nat.*, 105 : 190-193.

SKEAD, C. J. (1967). — A study of the Paradise Flycatcher *Terpsiphone viridis* (Müller). *Ostrich*, 38 : 123-132.

SMITH, C. C. et BALDA, R. P. (1979). — Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds. *Am. Zool.*, 19 : 1065-1083.

SMITH, J. M. et ZACH, R. (1979). — Heritability of some morphological characters in a Song Sparrow population. *Evolution*, 33 : 460-467.

SMITH, S. M. (1971). — The relationship of grazing cattle to foraging rates in anis. *Auk*, 88 : 881-892.

SMITH, V. W. (1966). — Autumn and spring weights of some palaearctic migrants in Central Nigeria. *Ibis*, 108 : 492-512.

SORJONEN, J. (1980). — Selection of breeding habitat by the Thrush Nightingale *Luscinia luscinia* and its position in bird communities. *Orn. Scand.*, 11 : 125-134.

STACEY, P. B. et BOCK, C. E. (1978). — Social plasticity in the Acorn Woodpecker. *Science*, 202 : 1298-1300.

STEINFATT, O. (1937). — Beobachtungen über das Brutleben des Grauschnäppers, *Muscicapa s. striata*, in der Rominter Heide. *J. Orn.*, 85 : 624-635.

STRESEMANN, E. (1917). — Über gemischte Vogelschwärme. *Verh. Orn. Ges. Bayern*, 13 : 127-151.

STRONG, D. R. Jr, SZYSKA, L. A. et SIMBERLOFF, D. S. (1979). — Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33 : 897-913.

SUTTON, S. L. (1983). — The spatial distribution of flying insects in tropical rain forests. P. 77-91 *in* T. C. Whitmore et A. C. Chadwick (Edit.) « *Tropical rain forest : ecology and management* ». Oxford : Blackwell Scient. Publ.

SUTTON, S. L., ASH, C. P. J. et GRUNDY, A. (1983). — The vertical distribution of flying insects in lowland rain forests of Panama, Papua New Guinea and Brunei. *Zool. J. Linn. Soc.*, 78 : 287-297.

SUTTON, S. L. et HUDSON, P. J. (1980). — The vertical distribution of small flying insects in the lowland rain forest of Zaïre. *Zool. J. Linn. Soc.*, 68 : 111-123.

SWYNNERTON, C. F. M. (1915). — Mixed bird-parties. *Ibis*, 3, 10e Ser. : 346-354.

TAYLOR, L. R. (1963). — Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *J. Anim. Ecol.*, 32 : 99-117.

TEISSIER, G. (1931). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 9 : 29-238.

TERBORGH, J. (1977). — Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58 : 1007-1019.

TERBORGH, J. (1980). — Causes of tropical species diversity. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 17 : 955-961.

TERBORGH, J. (1985). — Habitat selection in Amazonian birds. P. 311-338 *in* M. L. Cody (Edit.) « *Habitat selection in birds* ». New York : Academic Press.

TERBORGH, J., FAARBORG, J. et BROCKMANN, H. J. (1978). — Island colonization by Lesser Antillean birds. *Auk*, 95 : 59-72.

THIOLLAY, J. M. (1970). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : le peuplement avien. Essai d'étude quantitative. *Terre Vie*, 24 : 108-144.

THIOLLAY, J. M. (1971). — L'avifaune de la région de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, sér. E. Ecol.*, IV : 7-132,

THOMAS, B. T. (1979). — Behavior and breeding of the White-bearded Flycatcher (*Conopias inornata*). *Auk*, 96 : 767-775.

THOMPSON, W. A. et VERTINSKY, I. (1975). — Bird flocking revisited : the case with polymorphic prey. *J. Anim. Ecol.*, 44 : 755-765.

THOMPSON, W. A., VERTINSKY, I. et KREBS, J. R. (1974). — The survival value of flocking in birds : a simulation model. *J. Anim. Ecol.*, 43 : 785-820.

TINBERGEN, N. (1951). — *The study of instinct*. Oxford : Univ. Press.

TRAYLOR, M. A. (1960). — Mutation in an African flycatcher *Diaphorophyia concreta*. *Auk*, 77 : 80-82.

TRAYLOR, M. A. (1963). — A check-list of Angolan birds. *Publ. Cult. Co. Diam. Ang. Lisboo*, 61 : 1-250.

TRAYLOR, M. A. (1970). — Notes on African Muscicapidae. *Ibis*, 112 : 395-397.

TREISMAN, M. (1975). — Predation and the evolution of gregariousness. II. An economic model for predator-prey interaction. *Anim. Behav.*, 23 : 801-825.

TURCEK, F. J. (1956). — On the bird populations of the spruce forest community in Slovakia. *Ibis*, 98 : 24-33.

ULFSTRAND, S. (1975). — Bird flocks in relation to vegetation diversification in a South Swedish coniferous plantation during winter. *Oikos*, 26 : 65-73.

VAN BALEN, J. H. (1967). — The significance of variations in body weight and wing length in the Great Tit *Parus major*. *Ardea*, 55 : 1-59.

VANDERMEER, J. H. (1972). — Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3 : 107-132.

VAN SOMEREN, V. G. L. (1956). — Days with birds. *Fieldiana : Zoology*, 38.

VAURIE, C. (1953). — A generic revision of flycatchers of the tribe Muscicapini. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 100 : 453-538.

VAURIE, C. (1957). — Notes on the genus *Parisoma* and the juvenal plumage and systematic position of *Parisoma plumbeum*. *Ibis*, 99 : 120-122.

VERBEEK, N. A. M. (1975). — Comparative feeding behavior of three cocxistng tyrannid flycatchers. *Wilson Bull.*, 87 : 231-240.

VERHEYEN, R. (1953). — Oiseaux. *Exploration du Parc National de l'Upemba*, 19 : 1-687.

VERNER, J. (1975). — Avian behavior and habitat management. *Proc. Symp. Manag. Forest Range habit. nongame birds* : 39-58.

VERNON, C. J. (1980). — Bird parties in Central and South Africa. *Proc. IV Pan-Afr. Orn. Cong.* : 313-325.

Source : MNHN, Paris

VINE, I (1971). — Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behaviour. *J. theor. Biol.*, 30 : 405-422.

VINE, I. (1973). — Detection of prey flocks by predators. *J. theor. Biol.*, 40 : 207-210.

VUILLEUMIER, F. (1967). — Mixed species flocks in Patagonian forests, with remarks on interspecies flock formation. *Condor*, 69 : 400-404.

VUILLEUMIER, F. (1970). — L'organisation sociale des bandes vagabondes d'oiseaux dans les Andes du Pérou central. *Rev. Suis. Zool.*, 77 : 209-235.

VUILLEUMIER, F. (1972). — Bird species diversity in Patagonia (temperate South America). *Am. Nat.*, 106 : 266-271.

VUILLEUMIER, F. (1978). — Remarques sur l'échantillonnage d'une riche avifaune de l'ouest de l'Ecuador. *L'Oiseau et R.F.O.*, 48 : 21-36.

VUILLEUMIER, F. (1979). — La niche de certains modèlisateurs : paramètres d'un monde réel ou d'un univers fictif? *Terre Vie, Rev. Ecol.*, 33 : 375-423.

WALKINSHAW, L. H. (1966a). — Summer biology of Traill's Flycatcher. *Wilson Bull.*, 78 : 31-46.

WALKINSHAW, L. H. (1966b). — Studies of the Acadian Flycatcher in Michigan. *Bird Banding*, 37 : 227-257.

WALKINSHAW, L. H. (1966c). — Summer observations of the Least Flycatcher in Michigan. *Jack-Pine Warbler*, 44 : 151-168.

WALLSCHLAGER, D. (1982). — Beziehungen zwischen Konstitution und Gesangsparametern bei Passeriformes. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 58 : 115-135.

WARD, P. et ZAHAVI, A. (1973). — The importance of certain assemblages of birds as « information centres » for food finding. *Ibis*, 115 : 517-534.

WARTMANN, B. (1980). — Gobe-mouche gris. P. 324-325 *in* « *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse* ». Sempach : Station ornithologique suisse.

WEINER, J. et GLOWACINSKI, Z. (1975). — Energy flow through a bird community in a deciduous forest in southern Poland. *Condor*, 77 : 233-242.

WHITE, C. M. N. (1962). — *A revised check list of African shrikes, orioles, drongos, starlings, crows, waxwings, cuckoo-shrikes, bulbuls, accentors, thrushes and babblers.* Lusaka : Government Printer.

WHITE, C. M. N. (1963). — *A revised check list of African flycatchers, tits, tree-creepers, sunbirds, white-eyes, honey-eaters, buntings, finches, weavers and waxbills.* Lusaka : Government Printer.

WHITTAKER, R. H., LEVIN, S. A. et ROOT, R. B. (1973). — Niche, habitat, and ecotope. *Am. Nat.*, 107 : 321-338.

WIENS, J. A. (1977). — On competition and variable environments. *Am. Scien.*, 65 : 590-597.

WIENS, J. A. (1983). — Avian community ecology : an iconoclastic view. P. 355-403 *in* A. H. Brush et G. A. Clark (Edit.) « *Perspective in ornithology* ». Cambridge : Univ. Press.

WIENS, J. A. et ROTENBERRY, J. T. (1979). — Diet niche relationships among North American grassland and shrubsteppe birds. *Oekologia*, 42 : 253-292.

WIENS, J. A. et ROTENBERRY, J. T. (1980). — Patterns of morphology and ecology in grassland and shrubsteppe bird populations. *Ecol. Monogr.*, 50 : 287-308.

WIENS, J. A. et ROTENBERRY, J. T. (1981). — Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol. Monogr.*, 51 : 21-41.

WILEY, R. H. (1971). — Cooperative roles in mixed flocks of antwrens (Formicariidae). *Auk*, 88 : 881-892.

WILEY, R. H. et RICHARDS, D. G. (1978). — Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere : implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3 : 69-94.

WILLIAMS, G. C. (1964). — Measurement of consociation among fishes and comments on the evolution of schooling. *Misc. Publ. Mus. Biol. Univ. Michigan*, 2 : 349-384.

WILLIAMSON, P. (1971). — Feeding ecology of the Red-Eyed Vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage gleaning birds. *Ecol. Monogr.*, 41 : 129-152.

WILLIS, E. O. (1966). — Interspecific competition and the foraging behavior of Plainbrown Woodcreepers. *Ecology*, 47 : 667-672.

WILLIS, E. O. (1967). — The behavior of Bicolored Antbirds. *Univ. California Publ. Zool.*, 79 : 1-132.

WILLIS, E. O. (1972a). — The behavior of Spotted Antbirds. *Orn. Monogr.*, 10 : 1-162.

WILLIS, E. O. (1972b). — Do birds flock in Hawaï, a land without predators? *Californa birds*, 3 : 1-8.

WILLIS, E. O. (1973a). — The behavior of Ocellated Antbirds. *Smithson. Contrib. Zool.*, 144 : 1-157.

WILLIS, E. O. (1973b). — Local distribution of mixed flocks in Puerto Rico. *Wilson Bull.*, 85 : 75-77.

WILLIS, E. O. (1976). — Seasonal changes in the invertebrate litter fauna on Barro Colorado Island, Panama. *Rev. Bras. Biol.*, 36 : 643-657.

WILLIS, E. O. et ONIKI, Y. (1978). — Birds and army ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9 : 243-263.

WILLSON, M. F. (1971). — Seed selection in some North American finches. *Condor*, 73 : 415-429.

WILLSON, M. F. (1972). — Seed size preferences in finches. *Wilson Bull.*, 84 : 449-455.

WILLSON, M. F., KARR, J. R. et ROTH, R. R. (1975). — Ecological aspects of avian bill-size variation. *Wilson Bull.*, 87 : 32-44.

WILSON, D. S. (1975). — The adequacy of body size as a niche difference. *Am. Nat.*, 109 : 769-784.

WITTENBERGER, J. F. (1981). — *Animal social behavior.* Boston : Duxbury Press.

WINTERBOTTOM, J. M. (1943). — On woodland bird parties in Northern Rhodesia. *Ibis*, 85 : 437-442.

WINTERBOTTOM, J. M. (1949). — Mixed bird parties in the tropics, with special reference to Northern Rhodesia. *Auk*, 66 : 258-263.

WITHERS, P. C. (1981). — An aerodynamic analysis of bird wings as fixed aerofoils. *J. exp. Biol.*, 90 : 143-162.

WOLDA, H. (1977). — Fluctuations in abundance of some Homoptera in a neotropical forest. *Proc. III Int. Symp. Trop. Ecol. Geol. Ecol. Trop.*, 3 : 229-257.

WOLDA, H. (1978). — Fluctuations in abundance of tropical insects. *Am. Nat.*, 112 : 1017-1045.

WOLDA, H. (1979). — Abundance and diversity of Homoptera in the canopy of a tropical forest. *Ecol. Entom.*, 4 : 181-190.

WOLDA, H. (1980). — Seasonality of tropical insects. I. Leafhoppers (Homoptera) in Las Cumbres, Panama. *J. Anim. Ecol.*, 49 : 277-290.

WOLDA, H. (1983). — Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. P. 93-105 *in* T. C. Whitmore et A. C. Chadwick (Edit.) « *Tropical rain forest : ecology and management* ». Oxford : Blackwell Scient. Publ.

WOLDA, H. et FISK, F. W. (1981). — Seasonality of tropical insects. II. Blattaria in Panama. *J. Anim. Ecol.*, 50 : 827-838.

WOLDA, H. et GALINDO, P. (1981). — Population fluctuations of mosquitos in the nonseasonal tropics. *Ecol. Entom.*, 6 : 251-280.

Source : MNHN, Paris

WOLTERS, H. E. (1979). — *Die Vogelarten der Erde*. Hambourg et Berlin : P. Parey.

WRIGHT, S. J.(1979). — Competition between insectivorous lizards and birds in central Panama. *Am. Zool.*, 19 : 1145-1156.

WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962). — *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edimbourg : Oliver & Boyd.

ZIMMERMAN, D. A. (1972). — The avifauna of the Kakamega forest, western Kenya, including a bird population study. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 149 : 255-340.

BIBLIOTHÈQUE MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Date de distribution : 27 Novembre 1987.

Dépôt légal : Novembre 1987.

IMPRIMERIE F. PAILLART ABBEVILLE

N° d'impression : 6752
Dépôt légal : 4e trimestre 1987

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DERNIERS TITRES PARUS
RECENTLY PUBLISHED MEMOIRS

Série A (Zoologie) :

Tome 137 : Jacques Forest, 1987 — Résultats des campagnes Musorstom, volume 3. Les Pylochelidae ou « Pagures symétriques » (Crustacea Coenobitoidea). 274 pp. (ISBN 2-85653-141-5) 300 FF.

Tome 136 : Claude Monniot et Françoise Monniot, 1987 — Les Ascidies de Polynésie française. 156 pp. (ISBN 2-85653-139-3) 200 FF.

Tome 135 : Michel Lemire, 1986 — Contribution à l'étude des fosses nasales des Sauriens. Anatomie fonctionnelle de la glande « à sels » des Lézards désertícoles. 119 pp. (ISBN 2-85653-137-7) 200 FF.

Tome 134 : Édouard-Raoul Brygoo, 1985 — Les Gerrhosaurinae de Madagascar (Sauria, Cordylidae). 65 pp. (ISBN 2-85653-134-2) 100 FF.

Tome 133 : Auteurs multiples, 1986 — Résultats des campagnes MUSORSTOM I et II, Philippines, tome 2. 525 pp. (ISBN 2-85653-136-9) 350 FF.

Série B (Botanique) :

Tome 31 : Odile Poncy, 1985 — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. Systématique, Morphologie des formes juvéniles, Écologie. 124 pp. (ISBN 2-85653-135-0) 210 FF.

Tome 30 : Lucile Allorge, 1985 — Monographie des Apocynacées — Tabernaemontanoïdées américaines. 216 pp. (ISBN 2-85653-132-6) 280 FF.

Tome 29 : Monique Keddam-Malplanche, 1985 — Le Pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon. Morphologie et tendances évolutives. 109 pp. (ISBN 2-85653-131-C-8) 220 FF.

Tome 28 : Marie-France Roquebert, 1981 — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques Champignons microscopiques. 79 pp. (ISBN 2-85653-116-4) 130 FF.

Tome 27 : Auteurs multiples, 1981 — Entretiens du Muséum : Palynologie et Climats, 16-18 octobre 1979. 302 pp. (ISBN 2-85653-110-5) 300 FF.

Série C (Sciences de la Terre) :

Tome 52 : Donald E. Russell and Zhai Ren-Jie, 1987 — The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy. 490 pp. (ISBN 2-85653-140-7) 300 FF.

Tome 51 : Mireille Gayet, 1986 — Ramallichtys Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée), une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 81 pp. (ISBN 2-85653-138-5) 130 FF.

Tome 50 : Jean-Marie Rouchy, 1983 — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 267 pp. (ISBN 2-85653-122-9) 290 FF.

Tome 49 : Auteurs multiples, 1983 — Entretiens du Muséum : Colloque sur le Turonien, Paris 26-27 octobre 1981. 241 pp. (ISBN 2-85653-119-9) 200 FF.

Tome 48 : Agnès Lauriat-Rage, 1982 — Les Astartidae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, Biostratigraphie, Biogéographie. 118 pp. (ISBN 2-85653-121-0) 160 FF.

Prix hors taxe, valides jusqu'à juin 1988. Frais de port en sus. Vente en France : TVA 4 %.

Prices in French Francs are valid until June 1988. Postage not included.

Source : MNHN, Paris

Christian ERARD, Sous-Directeur au Muséum national d'Histoire naturelle, est spécialisé dans l'étude des avifaunes afro- et néotropicales. Il s'intéresse plus spécialement aux oiseaux des forêts équatoriales. De 1968 à 1987, il a passé au total 53 mois sur le terrain, au cours de 17 missions dans divers pays d'Afrique et de 5 en Guyane française. Le présent volume rend compte d'une partie des travaux qui ont été effectués au Gabon, où l'auteur a séjourné à 8 reprises, totalisant ainsi 25 mois d'étude en forêt, dans le cadre des activités d'ECOTROP (C.N.R.S.), sur une famille d'oiseaux particulièrement mal connus. Ce travail s'inscrit dans une problématique relative aux causes de la diversité avienne tropicale et à l'organisation socio-écologique des peuplements d'oiseaux forestiers, qui constitue l'un des thèmes majeurs de recherche de l'auteur.

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
38,
RUE GEOFFROY
SAINT-HILAIRE
75005 - PARIS
1987
ISBN . 2-85653-142-3
ISSN . 0078-9747

PRIX : 260 FF TTC (France)
250 FF (Étranger)

Source : MNHN, Paris